

**UNIVERSIDADE FEDERAL DO ESPÍRITO SANTO
CENTRO DE CIÊNCIAS AGRÁRIAS E ENGENHARIAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM GENÉTICA E MELHORAMENTO**

ADRIEL LIMA NASCIMENTO

**HERANÇA DE CARACTERES E VARIABILIDADE GENÉTICA DE
GERAÇÕES SEGREGANTES DO CRUZAMENTO ENTRE
GENITORES CONTRASTANTES DE MAMOEIRO**

ALEGRE - ES

2018

ADRIEL LIMA NASCIMENTO

**HERANÇA DE CARACTERES E VARIABILIDADE GENÉTICA DE
GERAÇÕES SEGREGANTES DO CRUZAMENTO ENTRE
GENITORES CONTRASTANTES DE MAMOEIRO**

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Genética e Melhoramento do Centro de Ciências Agrárias e Engenharias da Universidade Federal do Espírito Santo, como requisito final para obtenção do título de Doutor em Genética e Melhoramento, na área de concentração em Melhoramento.

Orientador: Prof. Dr. José Augusto Teixeira do Amaral.

Coorientadores: Prof. Dr. Edilson Romais Schmildt; Prof. Dr. Paulo Cezar Cavatti e Prof. Dr. Willian Krause.

ALEGRE - ES

2018

N244h Nascimento, Adriel Lima, 1989-
Herança de caracteres e variabilidade genética de gerações segregantes do cruzamento entre genitores contrastantes de mamoeiro / Adriel Lima Nascimento. – 2018.
110 f. : il.

Orientador: José Augusto Teixeira do Amaral.

Coorientadores: Edilson Romais Schmildt ; Paulo Cezar Cavatti ; Willian Krause.

Tese (Doutorado em Genética e Melhoramento) – Universidade Federal do Espírito Santo, Centro de Ciências Agrárias e Engenharias.

1. Melhoramento vegetal. 2. Mamão. 3. Variabilidade genética. 4. Cruzamento (Genética). I. Amaral, José Augusto Teixeira do. II. Schmildt, Edilson Romais. III. Cavatti, Paulo Cezar. IV. Krause, Willian. V. Universidade Federal do Espírito Santo. Centro de Ciências Agrárias e Engenharias. VI. Título.

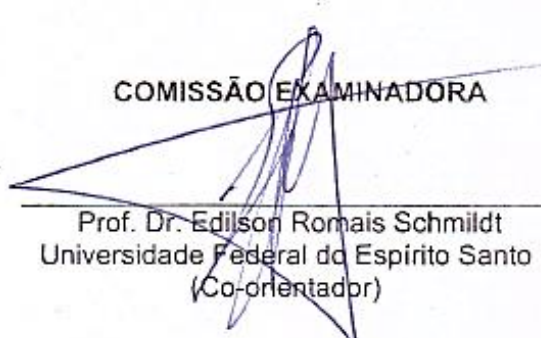
CDU: 63

ADRIEL LIMA NASCIMENTO

**HERANÇA DE CARACTERES E VARIABILIDADE GENÉTICA DE
GERAÇÕES SEGREGANTES DO CRUZAMENTO ENTRE
GENITORES CONTRASTANTES DE MAMOEIRO**

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Genética e Melhoramento do Centro de Ciências Agrárias e Engenharias da Universidade Federal do Espírito Santo, como parte das exigências para obtenção do título de Doutor em Genética e Melhoramento.

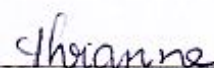
Aprovada: 17 de julho de 2018.


COMISSÃO EXAMINADORA

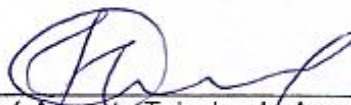
Prof. Dr. Edilson Romais Schmildt
Universidade Federal do Espírito Santo
(Co-orientador)



Dr. Omar Schmildt
Universidade Federal do Espírito Santo
(Bolsista de Pós-Doutorado do Centro
Universitário Norte do Espírito Santo –
CEUNES/UFES)



Dra. Thais Vianna Silva
Instituto Federal do Espírito Santo



Prof. Dr. José Augusto Teixeira do Amaral
Universidade Federal do Espírito Santo
(Orientador)

“O homem educado é aquele que aprendeu a se adaptar e a mudar.
É aquele que entendeu que o conhecimento é a busca
constante do seu aprimoramento e a base
para a segurança do seu futuro.”
(Extraído do TESIS/England Yearbook/91)

Meu reconhecimento e gratidão aos queridos pais Antônio Rodrigues do Nascimento e Maria Rita de Lima Nascimento, Alan de Lima Nascimento e Aline de Lima Nascimento amados e queridos irmãos que espero continuar me assistindo e guardando até o fim dos dias.

AGRADECIMENTOS

À Deus, por estar presente em toda minha caminhada me dando motivação e força para vencer as dificuldades encontradas e por mais uma dádiva alcançada em minha vida;

Aos meus pais, Antonio Rodrigues do Nascimento e Maria Rita de Lima Nascimento, que mais do que me proporcionar uma boa infância e vida acadêmica, formaram os fundamentos do meu caráter e me apontaram uma vida eterna. Obrigado por serem a minha referência de tantas maneiras e estarem sempre presentes na minha vida de uma forma indispensável;

Aos meus familiares e irmãos Alan de Lima Nascimento e Aline de Lima Nascimento, pela companhia constante e tão querida, sacrifício ilimitado em todos os sentidos, orações, palavras, abraços e aconchego;

Aos amigos de perto e de longe, pelo amor e preocupação demonstrados através de ligações, visitas, orações e e-mails. Obrigado, vocês que aliviaram minhas horas difíceis, me alimentando de certezas, força e alegria;

À Universidade Federal do Espírito Santo e diretoria do curso de Agronomia do Centro Ciências Agrárias e Engenharias do Espírito Santo (CCAUE/UFES) pelo apoio institucional e pelas facilidades oferecidas;

Ao Programa de Pós-Graduação em Genética e Melhoramento da Universidade Federal do Espírito Santo, por ter concedido a oportunidade de cursar o doutorado e desenvolver este trabalho;

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) e a Fundação de Amparo à Pesquisa do Espírito Santo (FAPES) pelo auxílio financeiro, de extrema importância, na forma de bolsa;

Ao meu professor e orientador José Augusto Teixeira do Amaral, pelo apoio, encorajamento contínuo na pesquisa, ensinamentos passados durante esses anos, aos vários momentos de cobrança que me fizeram crescer indo atrás de soluções e pela confiança depositada em mim. Muito obrigado por tudo.

Ao co-orientador Edilson Romais Schmildt, pela amizade e ensinamento passado durante anos de graduação, mestrado e doutorado. Tenho certeza, de que grande parte do futuro profissional e pesquisador que serei, foi você quem formou. Possuo uma grande dívida com a sua pessoa;

Aos demais co-orientadores: Paulo César Cavatte e Willian Krause, pelas valiosas contribuições;

À coordenação do Programa de Pós-Graduação em Genética e Melhoramento na pessoa da professora Milene Miranda Praça Fontes, a secretária Sabrina Lino Furtado Gonçalves e aos demais professores, pela amizade e ensinamentos;

À professora Marcia Flores da Silva Ferreira por ter fornecido a oportunidade de aprender e executar trabalhos com marcadores moleculares no laboratório de Genética e Melhoramento;

Aos amigos do curso de doutorado e mestrado Adelson Lemes da Silva Júnior, Clever Geraldo Coelho, Clemilton Alves da Silva, Cristiana Torres Leite, Danielly Dubberstein, Darley Aparecido Tavares Ferreira, Dinorah Moraes de Souza, Flávia Nicácio Viana, Glaucia de Mello Cunha Gouvêa, Jheniffer Abeldt Christ, José Henrique Soler Guilhen, Lucas Mesquita Barreto, Lucimara Cruz de Souza, Ludimila Pimenta Alves Fernandes, Maressa Albuquerque Cortelete, Tiago de Souza Marçal, dentre outros, em especial pelos momentos de alegrias, ajuda, bom convívio e respeito;

Aos amigos de república Eduardo Stauffer, Gustavo Alves, Luan Peroni Venancio, Lucas Zuim, Victor Zuim, Thiago Costa e Willy Dietrich, pela recepção em especial pela amizade;

Aos amigos do laboratório de Genética e Melhoramento – Carolina Bernardes, Liana Mengarda, Drielli Canal, Paula Mauri Bernardes, Paula Mikaely Henrique Vieira e Stéfanie Cristina de Oliveira.

Aos amigos Katiuss Ferreira Borges e Rodrigo Monte Lorenzoni, pelos dias e noites em claro me ensinando e auxiliando nas análises de marcadores moleculares no laboratório de Genética e Melhoramento;

Aos pesquisadores Omar Schmildt e Humberto Celanti, pela efetiva participação no desenvolvimento desse projeto;

À Caliman Agrícola S.A., pela concessão da área para realização dos experimentos e apoio técnico na realização desse projeto, em especial aos engenheiros agrônomos Geraldo Antônio Ferreguetti e Welton de Castro Piantavinha, e ao técnico Ailton Benfica Sincorá pela atenção e disponibilidade;

Finalmente, a todos que direta ou indiretamente contribuíram para o sucesso deste trabalho, o meu muito obrigado, nunca será suficiente para demonstrar a grandeza do que recebi de vocês, peço a Deus que os recompense à altura. E é a Ele que dirijo minha maior gratidão. Pois Deus, mais do que me criar, dá propósito à minha vida. Vem Dele tudo o que sou, o que tenho e o que espero ter.

“Eu pedi Força e Deus me deu dificuldades para me fazer forte. Eu pedi Sabedoria e Deus me deu Problemas para resolver. Eu pedi Prosperidade e Deus me deu Cérebro e Músculos para trabalhar. Eu pedi Coragem e Deus me deu Perigo para superar. Eu pedi Amor e Deus me deu pessoas com Problemas para ajudar. Eu pedi Favores e Deus me deu Oportunidades. Eu não recebi nada do que pedi, mas eu recebi tudo de que precisava.”

(Howard Hendricks)

RESUMO

NASCIMENTO, Adriel Lima. **Herança de caracteres e variabilidade genética de gerações segregantes do cruzamento entre genitores contrastantes de mamoeiro**. 2018. Tese (Doutorado em Genética e Melhoramento). Universidade Federal do Espírito Santo. Orientador: Dr. José Augusto Teixeira do Amaral. Coorientador: Dr. Edilson Romais Schmildt; Dr. Paulo Cezar Cavatti e Dr. Willian Krause.

O mamoeiro (*Carica papaya* L.) é uma das culturas mais importantes e amplamente distribuída no Brasil com destaque no panorama de produção e exportação. Os pomares comerciais são sustentados por estreita base genética sendo uma das estratégias que podem ser utilizadas para aumento da variabilidade e a modificação da arquitetura das plantas. No banco de germoplasma da Caliman Agrícola S.A., há dois genótipos exploráveis pertencentes ao grupo “Solo”, sendo eles o ‘Baixinho de Santa Amália’ (BSA), um mutante anão a partir de ‘Sunrise Solo’ e o ‘Golden Pecíolo Curto’ (GPC), cujas plantas adultas são altas e apresentam pecíolo e folhas de pequeno tamanho com coloração verde-clara. Com o trabalho, dividido em três capítulos, objetivou-se obter e explorar a variabilidade a partir do cruzamento dos genitores ‘BSA’ e ‘GPC’ com a finalidade de obtenção de novas cultivares. No primeiro capítulo, o trabalho teve o objetivo de quantificar a diversidade genética em população segregante de mamoeiro F₂ composto de 92 plantas com base em descritores morfoagronômicos, por meio do procedimento Ward-MLM. Que permitiu identificar a formação coerente de 3 grupos. Sendo os genótipos pertencentes ao grupo I o mais promissor para a seleção voltada a arquitetura. E os descritores que mais contribuíram para a diversidade genética foram o comprimento do fruto (CFR), comprimento do pecíolo (CP), altura de inserção do primeiro fruto (AIPFR) e a massa do fruto (MFR). No segundo capítulo, com as linhagens parentais P₁ (‘BSA’) e P₂ (‘GPC’) e as gerações F₁ e F₂ e de retrocruzamentos RC₁ e RC₂, foram avaliadas as características altura de planta (APL), AIPFR, CP e largura máxima da folha (LMF), e submetidos a análise de gerações analisou-se e quantificou-se a variabilidade genética disponível, bem como a importância relativa dos efeitos gênicos que constituem as médias estimando parâmetros genéticos baseados nas

médias e variâncias. Onde verificou-se que o modelo aditivo-dominante explicou satisfatoriamente a herança das características e, a não ocorrência de epistasia, a interação alélica aditiva e de dominância parcial para APL e AIPFR onde o melhorista vai optar para estratégias de seleção e, para as características CP e LMFL, visto que as estratégias que tendem a apresentar mais eficiência no melhoramento são as que envolvem hibridações. No terceiro capítulo, foi estudada a variabilidade quanto a característica qualitativa de coloração das folhas determinando-se a herança como base às leis mendelianas, onde se avaliou as proporções fenotípicas em estudo realizado por análise das gerações P_1 (BSA), P_2 (GPC), F_1 , F_2 , RC_1 , RC_2 , RC_{2r} e $F_{2:3}$. Verificou-se que para a herança da coloração das folhas ocorre epistasia recessiva dupla, em que a coloração verde-claro do GPC é manifestada com a presença dos dois genes em homozigose recessiva e a coloração verde-claro dos segregantes da F_2 e $F_{2:3}$ ocorrem em função de um ou dois dos genes em homozigose recessiva.

Palavras-chave: *Carica papaya* L., melhoramento vegetal, caracterização genética, análise de gerações.

ABSTRACT

NASCIMENTO, Adriel Lima. **Inheritance and genetic variability of segregating generations of crosses between contrasting parents of papaya**. 2018. Thesis (Ph.D. in Genetics and Improvement). Federal University of Espírito Santo. Adviser: PhD. José Augusto Teixeira do Amaral. Coadvisers: PhD. Edilson Romais Schmildt; PhD. Paulo Cezar Cavatti and PhD. Willian Krause.

The papaya (*Carica papaya* L.) is one of the most important and widely distributed crops in Brazil, with a focus on production and export. Commercial orchards are supported by a narrow genetic base and one of the strategies that can be used to increase variability is the modification of the plant architecture. In the germplasm bank of Caliman Agrícola SA, there are two exploitable genotypes belonging to the group "Solo", being the 'Baixinho de Santa Amália' (BSA), a dwarf mutant from 'Sunrise Solo' and 'Golden Pecíolo Curto' (GPC), whose adult plants are tall and have petioles and small leaves with a light green coloration. With this work, divided into three chapters, the objective was to obtain and to explore the variability from the crossbreeding of the 'BSA' and 'GPC' parents for the purpose of obtaining new cultivars. In the first chapter, the quantification of genetic diversity was carried out in a segregating population of papaya F_2 composed of 92 plants based on morph agronomic descriptors, using the Ward-MLM procedure, being the descriptors fruit length, petiole length (PL), height of insertion of the first fruit (HIFF) and mass of the fruit, the ones that contribute most to the genetic diversity, making possible the coherent formation of three groups where the group I was the most promising for the architecture selection. In the second chapter, with the parent strains P_1 ('BSA') and P_2 ('GPC') and the F_1 and F_2 and backcross generations BC_1 and BC_2 , plant height (PH), HIFF, PL and width maximum of the leaf (MLW), and submitted to the analysis of generations being analyzed and quantified the available genetic variability, as well as the relative importance of the genetic effects that constitute the means estimating genetic parameters based on means and variances. It was verified that the additive-dominant model satisfactorily explains the inheritance of the characteristics and, the non-occurrence of epistasis, additive allelic interaction and partial dominance for PH and HIFF, the improvement will focus more on selection strategies and, for the

characteristics PL and MLW, the strategies that tend to be more efficient in breeding are those involving hybridizations. In the third chapter, we studied the variability in the qualitative characteristic of leaf color, determining inheritance as a basis for Mendelian laws, where the phenotypic proportions were evaluated by the P_1 (BSA), P_2 (GPC), F_1 , F_2 , RC_1 , RC_2 , RC_{2r} and $F_{2:3}$. Double recessive epistasis has been found to inherit leaf coloration, in which the light green coloration of GPC is manifested by the presence of the two genes in recessive homozygosis and the light green coloration of F_2 and $F_{2:3}$ segregants occur in function of one or two of the genes in recessive homozygosis.

Key words: *Carica papaya* L., plant breeding, genetic characterization, genetic variability, analysis of generations.

LISTA DE FIGURAS

CAPÍTULO I - Genetic diversity of segregating <i>carica papaya</i> l. genotypes using the Ward-MLM strategy.....	50
Figure 1. Planting schedule and seed collection of the study generations from the cross 'Baixinho de Santa Amália' x 'Golden Pecíolo Curto'.....	53
Figure 2. Meteorological data of the experimental area for 2013 and 2014. Source: Caliman Agrícola S/A (2016).....	54
Figure 3. Variability in the F ₂ papaya population from the cross of 'Baixinho de Santa Amália' and 'Golden Pecíolo Curto', at 300 days after planting.....	56
Figure 4. First two canonical variables (VC1 and VC2) for the three groups formed by the Ward-MLM strategy, based on 15 quantitative descriptors in genotypes of the F ₂ population of papaya.....	60
CAPÍTULO II - Herança quantitativa para características de arquitetura de plantas de mamoeiro.....	66
Figura 1. Cronograma de plantio e obtenção de sementes das gerações em estudo do cruzamento 'Baixinho de Santa Amália' x 'Golden Pecíolo Curto'.....	70
CAPÍTULO III - Inheritance of leaf color in papaya.....	90
Figure 1. Planting schedule and seed collection of the study generations from the cross 'Baixinho de Santa Amália' x 'Golden Pecíolo Curto'.....	94
Figure 2. Difference in leaf color of papaya originated from self-fertilization of genotype 5 at 7 months after planting.....	102
APÊNDICES.....	109
Apêndice 1. Representação dos genitores e genótipos na geração F _{2:3} aos 10 meses após plantio.....	109
Apêndice 2. Plantas F _{2:3} selecionadas ao porte baixo e variabilidade de coloração e comprimento de pecíolo aos 7 meses após plantio.....	110

LISTA DE TABELAS

CAPÍTULO I - Genetic diversity of segregating <i>carica papaya</i> l. genotypes using the Ward-MLM strategy.....	50
Table 1. Mean and standard deviation of the descriptors for each of the three groups formed by the Ward-MLM strategy of 92 genotypes in the F ₂ papaya population.....	57
Table 2. Canonical variables for the 15 quantitative descriptors in genotypes of the F ₂ population of papaya.....	59
Table 3. Distance between groups formed by the Ward-MLM strategy based on 15 quantitative descriptors in genotypes of the F ₂ population of papaya.....	60
CAPÍTULO II - Herança quantitativa para características de arquitetura de plantas de mamoeiro.....	66
Tabela 1. Número de plantas avaliadas (N), média (M) e desvio padrão (DP) em seis gerações (P ₁ , P ₂ , F ₁ , F ₂ , RC ₁ e RC ₂) de mamoeiro (<i>Carica papaya</i> L.) provenientes do cruzamento das linhagens 'Baixinho de Santa Amália' x 'Golden Pecíolo Curto'.....	75
Tabela 2. Estimativas da variância fenotípica ($\hat{\sigma}_f^2$), genotípica ($\hat{\sigma}_g^2$), do meio ($\hat{\sigma}_m^2$), aditiva ($\hat{\sigma}_a^2$) e de dominância ($\hat{\sigma}_d^2$), herdabilidade no sentido amplo (h_a^2) e restrito (h_r^2), grau médio de dominância (k) e número de genes envolvidos (n) no controle das características em análises de seis gerações (P ₁ , P ₂ , F ₁ , F ₂ , RC ₁ e RC ₂) de mamoeiro (<i>Carica papaya</i> L.) provenientes do cruzamento das linhagens 'Baixinho de Santa Amália' x 'Golden Pecíolo Curto'.....	76
Tabela 3. Teste de significância da hipótese de nulidade dos parâmetros genéticos estimados a partir do modelo completo, com base nas médias das características em estudo obtidas a partir de plantas em seis gerações (P ₁ , P ₂ , F ₁ , F ₂ , RC ₁ e RC ₂) de mamoeiro (<i>Carica papaya</i> L.) provenientes do cruzamento das linhagens 'Baixinho de Santa Amália' x 'Golden Pecíolo Curto'.....	80
Tabela 4. Teste de significância da hipótese de nulidade dos parâmetros genéticos estimados a partir do modelo aditivo-dominante, com base nas médias das características em estudo obtidas a partir de plantas em seis gerações (P ₁ , P ₂ , F ₁ , F ₂ , RC ₁ e RC ₂) de mamoeiro (<i>Carica papaya</i> L.) provenientes do cruzamento das linhagens 'Baixinho de Santa Amália' x 'Golden Pecíolo Curto'.....	81
Tabela 5. Matriz de correlação de Pearson entre as características em estudo obtidas a partir de plantas da geração F ₂ de mamoeiro (<i>Carica papaya</i> L.) provenientes do cruzamento das linhagens 'Baixinho de Santa Amália' x 'Golden Pecíolo Curto'.....	83
CAPÍTULO III - Inheritance of leaf color in papaya.....	90

Table 1. Summary of frequencies observed, chi-square test, and genotypes suggested for the seven generations in the study of leaf color in papaya in the analysis of generations with plants evaluated at 300 days after planting..... 98

Table 2. Summary of frequencies observed, chi-square test, and genotypes suggested in generation $F_{2:3}$ for the seven genotypes and crosses selected in F_2 in the study of leaf color in papaya at 300 days after planting..... 101

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO GERAL.....	1
2. OBJETIVOS.....	5
2.1. OBJETIVO GERAL.....	5
2.1. OBJETIVOS ESPECÍFICOS.....	5
3. REVISÃO DE LITERATURA.....	6
3.1. IMPORTÂNCIA SÓCIO ECONÔMICA.....	6
3.2 CLASSIFICAÇÃO BOTÂNICA E MORFOLÓGICA.....	7
3.2.1 BIOLOGIA FLORAL.....	8
3.2.1.1 TIPOS FLORAIS.....	8
3.2.1.2 ANOMALIAS FLORAIS.....	10
3.2.1.3 EXPRESSÃO SEXUAL DAS PLANTAS.....	11
3.3 EXIGÊNCIAS CLIMÁTICAS DO MAMOEIRO.....	13
3.4 MELHORAMENTO GENÉTICO.....	14
3.4.1 IMPORTÂNCIA DO ESTUDO DE ARQUITETURA DE PLANTA COM ÊNFASE NA CULTURA DO MAMOEIRO.....	19
3.4.2 ESTUDO DE DIVERSIDADE GENÉTICA.....	20
3.4.3 MODELO DE LOCALIZAÇÃO MODIFICADO (MLM).....	21
3.4.4 ANÁLISE GENÉTICA.....	22
3.4.4.1 ANÁLISE GENÉTICA DE MÉDIAS E VARIÂNCIAS.....	22
3.4.5 HERDABILIDADE.....	24
3.4.6 ESTUDO DE HERANÇA PARA CARACTERES QUALITATIVOS COM USO DE HIPÓTESES GENÉTICAS NA CULTURA DO MAMOEIRO.....	25
4. REFERÊNCIAS.....	27
CAPÍTULO I - GENETIC DIVERSITY OF SEGREGATING <i>Carica papaya</i> L. GENOTYPES USING THE WARD-MLM STRATEGY.....	50
1. INTRODUCTION.....	51
2. MATERIAL AND METHODS.....	53
3. RESULTS AND DISCUSSION.....	56
4. CONCLUSIONS.....	61
5. REFERENCES.....	62

CAPÍTULO II - HERANÇA QUANTITATIVA PARA CARACTERÍSTICAS DE ARQUITETURA DE PLANTAS DE MAMOEIRO.....	66
1. INTRODUÇÃO.....	68
2. MATERIAL E MÉTODOS.....	70
3. RESULTADOS E DISCUSSÃO.....	75
4. CONCLUSÕES.....	85
5. REFERÊNCIAS.....	86
CAPÍTULO III - INHERITANCE OF LEAF COLOR IN PAPAYA.....	90
1. INTRODUCTION.....	92
2. MATERIAL AND METHODS.....	94
3. RESULTS AND DISCUSSION.....	98
4. ACKNOWLEDGEMENTS.....	103
5. REFERENCES.....	104

1. INTRODUÇÃO GERAL

O mamoeiro (*Carica papaya* L.) que tem sua origem da América Central ou, mais precisamente Sul do México e Costa Rica (CHEN *et al.*, 1991), é uma das fruteiras tropicais de maior destaque no painel mundial. No Brasil com condições favoráveis para cultivo da cultura, se destacou como um dos maiores produtores mundiais conforme (FAOSTAT, 2016).

A produção em 2015 no país foi representada pelos principais Estados: Bahia, Espírito Santo, Ceará, Rio Grande do Norte e Minas Gerais (IBGE, 2016). Esta produção se restringe a poucas cultivares divididas em dois grupos, o “Solo” e o “Formosa”. No grupo “Solo” tem-se frutos de 350 a 600 g, destacando-se, as cultivares ‘Sunrise Solo’, bastante cultivadas nas décadas de 80/90, Baixinho de Santa Amália, Golden e o Golden THB, sendo este último obtido por seleção massal do próprio cv. ‘Golden’ dentro da Caliman Agrícola S.A. No grupo “Formosa” tem-se frutos de 900 a 1100 g representados no Brasil pelos híbridos UENF/Caliman 01 e ‘Tainung 01’, esse segundo foi introduzido no Brasil de Taiwan, suas sementes são importadas de Kohsiung (Taiwan), com valores que oscilam entre US\$ 3500 e US\$ 4000 o quilo (COSTA *et al.*, 2013), o que corresponde hoje a cerca de R\$ 15000,00.

Características de interesse, dentre elas, as voltadas a arquitetura de planta para a cultura do mamoeiro, são observadas em estudo de diversidade entre acessos do Banco de Germoplasma da Caliman Agrícola S.A. em Linhares, Espírito Santo. Neste contexto, observa-se genótipos como ‘Baixinho de Santa Amália’ de baixa arquitetura com coloração de folhas verde-escuro e o genótipo ‘Golden Pecíolo Curto’ planta de alta arquitetura que apresenta folhas de coloração verde-claro e pecíolo de menor tamanho que podem favorecer um adensamento do plantio (SILVA *et al.*, 2017), sendo, portanto fonte de variabilidade genética a serem exploradas em programa de melhoramento.

No Brasil os pomares comerciais são em sua maioria ocupados pelas variedades do grupo “Solo” comercialmente conhecidas como mamão papaya ou Havaí, representando aproximadamente 80% das cultivares disponíveis e explorados, sendo as cultivares ‘Golden’, ‘Golden THB’ e ‘Sunrise Solo’ os principais (SERRANO; CATANNEO, 2010; RUGGIERO *et al.*, 2010) junto com a cultivar ‘Aliança’. RUGGIERO *et al.*, (2011) as cultivares do grupo “Solo” são as principais

destinadas à exportação, enquanto o restante da área cultivada é ocupada com os híbridos do grupo “Formosa”, destinados ao mercado interno.

Nota-se que apenas quatro cultivares do grupo “Solo” dominam o cenário agrícola na cultura do mamoeiro e que trabalhos de melhoramento devem ser executados de forma a explorar opções novas de cultivares, sendo adaptadas e produtivas de forma a alcançar cada fatia dos mercados, externo e interno.

O melhoramento genético tem como importante papel explorar e aumentar a variabilidade genética, com obtenção de variedades e híbridos. Estes procedimentos de melhoramento se iniciam dentro da espécie, ou seja, intraespecífico, explorando a variabilidade entre genótipos de um mesmo Grupo ou entre Grupos. Segundo Pereira *et al.* (2006), em programa de melhoramento genético de uma determinada cultura inicialmente é necessário conhecer a diversidade genética existente para melhor exploração e desenvolvimento de genótipos com características agrônômicas desejáveis que são pré-requisitos cruciais para o sucesso do melhoramento.

A variabilidade vem sendo explorada de forma estratégica no melhoramento de plantas, como ao aumento de produtividade em plantas explorando a modificação de sua arquitetura. Historicamente, um exemplo bem conhecido da década de 80 foi a incorporação de genes causadores do nanismo em plantas de trigo com finalidade para aumento de produção e redução do acamamento (CAMARGO *et al.*, 1984; ARAUS *et al.*, 2004). Para a cultura do milho, a redução da altura da planta associado à redução do ângulo de inserção das folhas ao colmo e do tamanho das folhas, favoreceram o uso de altas densidades implicando no aumento de produtividade (ARJENTA *et al.*, 2001). Na cultura do arroz a redução da altura da planta também trouxe como maior benefício a redução do espaçamento das plantas (RUTJER e PETERSON, 1976).

Na cultura do mamoeiro a busca de novas variedades de baixa arquitetura é uma demanda com foco ao cultivo protegido que vem sendo explorado em diversos países como a Espanha e se destacado como uma alternativa promissora ao cultivo de diversas culturas mundialmente (SALINAS *et al.*, 2017a). A obtenção de plantas com características de baixa arquitetura e pecíolo de menor tamanho são alternativas não só voltadas ao cultivo protegido, assim como, o adensamento de plantio em cultivo tradicionais do Brasil que visem facilitar os tratos culturais e aumento de produtividade no fato de utilização de maior número de plantas por hectare ou mesmo uma alternativa para o cultivo em vaso.

Com a variabilidade existente no banco de germoplasma o melhorista seleciona os genitores potenciais e explora as combinações de alelos para as características de interesse, com a criação de nova variabilidade e desenvolvimento de novos genótipos (BALDISSERA *et al.*, 2014; CARDOSO *et al.*, 2009; QUINTAL *et al.*, 2012).

Para melhor exploração da variabilidade em uma população segregante é necessário a realização de estudos de diversidade genética por meio de técnicas biométricas multivariadas que permitam unificar múltiplas informações resultando na escolha de genótipos promissores ao programa de melhoramento. A seleção dos genótipos promissores é o passo inicial para exploração no programa de melhoramento, definindo os objetivos a serem alcançados a herança presente em cada características de interesse é parte crucial para as decisões a serem tomadas e para a metodologia obter maior eficiência e resultados. O conhecimento da natureza e da magnitude dos efeitos gênicos que controlam determinado caráter é de fundamental importância na seleção e na predição do comportamento de gerações segregantes e híbridas (CRUZ; REGAZZI; CARNEIRO, 2012).

As características podem ser qualitativas ou quantitativas, onde, ao se avaliar a herança, o interesse recai sobre a frequência e sobre a biometria dos descendentes, respectivamente. Os caracteres qualitativos como cor da flor, cor do cotilédone, são de herança relativamente simples, pois são controlados por um ou poucos genes, sem interferência do ambiente. As características de expressão governadas por poucos genes de maior efeito têm-se mostrado importantes na condução dos programas de melhoramento de várias culturas, com destaque para resposta de resistência de plantas a algumas doenças (ALZATE-MARIN *et al.*, 2005; VIJAYALAKSHMI *et al.*, 2005; JUNGHANS *et al.*, 2003).

Na cultura do mamoeiro a herança da coloração das folhas voltado ao verde-claro, tem se tornado importante e deve ser melhor compreendida, uma vez que genótipos com tal característica são caracterizados como tolerantes ao distúrbio de Mancha Fisiológica do Mamoeiro (MFM), o genótipo Golden manifesta coloração verde-claro, despertando o interesse de vários trabalhos para explorar tal característica (CAMPOSTRINI *et al.*, 2005; GOMES FILHO *et al.*, 2006; GOMES FILHO *et al.*, 2007).

Os caracteres quantitativos são mais complexos, pois normalmente são governados por muitos genes localizados num mesmo cromossomo ou em

cromossomos diferentes e que são influenciados pelo ambiente. De acordo com Falconer (1981), para os caracteres métricos, as questões primárias da genética são formuladas em termos de variâncias, sendo a base do estudo da variação a sua partição em componentes de diferentes causas.

Os estudos de herança quanto às características quantitativas são complexos, e, segundo Singh e Singh (1992), quando se deseja estimar o componente de variância aditiva e de dominância no melhoramento de plantas é de muito interesse o estudo de análise de gerações por ser a forma mais simples de se chegar aos resultados. A metodologia de análise de gerações permite estimar parâmetros genéticos baseados nas médias e variâncias através de experimentos (CRUZ; REGAZZI; CARNEIRO, 2012).

A variância aditiva, que é a variância dos valores genéticos, é um dos fatores determinantes da covariância ou semelhança entre parentes e, em consequência, o principal determinante das propriedades genéticas da população e do comportamento da população e da unidade melhorada (FALCONER, 1981; CRUZ; REGAZZI; CARNEIRO, 2012).

A existência de variância aditiva constitui-se em um indicativo de maior facilidade na identificação de genótipos superiores com maior concentração de alelos favoráveis. Por sua vez, a variância atribuída à dominância é indicativa de dificuldade no processo de seleção, mas é importante quando se deseja explorar o vigor em combinações híbridas (CRUZ; REGAZZI; CARNEIRO, 2012).

2. OBJETIVOS

2.1. OBJETIVO GERAL

Criar e estimar os parâmetros genéticos para a variabilidade a partir do cruzamento dos genitores 'Baixinho de Santa Amália' e 'Golden Pecíolo Curto' e estimar aos parâmetros genéticos para as características de interesse a fim de facilitar a tomada de decisão do melhoramento para obtenção de novas cultivares.

2.2. OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- Estimar a diversidade genética entre 92 genótipos em população F_2 com procedimento Ward-MLM;
- Avaliar a natureza e quantificar a variabilidade genética disponível, a importância relativa dos efeitos gênicos e estimar parâmetros genéticos baseados nas médias e variâncias, em experimento envolvendo os progenitores P_1 e P_2 , as gerações F_1 e F_2 e os retrocruzamentos RC_1 e RC_2 ;
- Realizar o estudo da herança da característica coloração de folhas.

3. REVISÃO DE LITERATURA

3.1. Importância sócio econômica

A cultura do mamoeiro é cultivada e consumida nas regiões tropicais e subtropicais, sendo os principais produtores a Índia, Brasil, Indonésia, Nigéria e México. O Brasil no período de 2016 produziu mais que 1,4 milhões de toneladas da fruta em uma área correspondente a 30372 hectares (FAOSTAT, 2016). A cultura em 2014 gerou uma renda de R\$ 1,2 bilhões (REETZ *et al.*, 2015), onde na produção e exportação brasileira destacam-se os estados da Bahia e Espírito Santo que juntos em 2016 representaram aproximadamente 71% da produção do país (IBGE, 2016).

A importância do mamoeiro tem se destacado em vários cenários mundiais sustentando sua importância econômica. O fruto com elevado valor nutricional (CHANDRIKA *et al.*, 2003), foi submetido a estudos nos Estados Unidos com outros 38 frutos considerados comuns ao consumo no país e o fruto do mamoeiro se manteve em primeira posição comparado com os demais quanto a recomendação de consumo diário com valores relevantes para a Vitamina A e C, potássio, ácido fólico, niacina, tiamina, riboflavina, ferro, cálcio e fibra (MING *et al.*, 2008). Com valores nutricionais relevantes relacionados ao teor de açúcares, pró-vitamina A (β -caroteno) e vitamina C (ácido ascórbico), ainda apresenta boa atividade quanto à capacidade laxante e uma polpa de mamão rica em ferro, cálcio, magnésio e potássio (ARAÚJO FILHO *et al.*, 2002).

Os cultivos do mamoeiro são fontes significativas no aspecto sócio econômico sendo fonte de alimentação e geração de subprodutos de alto valor comercial atingindo mercado interno e externo além de gerar empregos direta e indiretamente em todo setor produtivo, do manejo à comercialização, em ciclo de produção médio de três anos (SILVA *et al.*, 2010; LIMA *et al.*, 2007).

O fruto ainda verde apresenta o látex composto pela enzima proteolítica papaína com importância relevante na indústria têxtil, farmacêutica, cosméticos, além de estar associado a proteção ao ataque de herbívoros e frutívoros (EL MOUSSAOUL *et al.*, 2001).

3.2 Classificação botânica e morfológica

O mamoeiro cultivado (*Carica papaya* L.) é diplóide com $2n=2x=18$ (DAMASCENO JUNIOR *et al.*, 2009a), com planta herbácea e pertence à classe *Dicotyledoneae*, subclasse *Archichlamydeae*, ordem *Violales*, subordem *Caricineae*, família *Caricaceae* e gênero *Carica* (VAN DROOGENBROECK *et al.*, 2002).

A família *Caricaceae*, apresenta 35 espécies divididas em seis gêneros: *Jacaratia* encontradas desde o sul do Brasil ao México representada por oito espécies; *Jarilla* encontradas no México e na Guatemala com três espécies caracterizadas como arbustos perenes; *Cylicomorpha* que são árvores de grande porte são encontradas na África Equatorial com duas espécies; *Vasconcellea* representada por 20 espécies sendo 19 arbóreas ou arbustiva e uma trepadeira sendo distribuído na América do Sul onde 16 estão concentradas nos Andes e nos Vales do Equador e dois gêneros monoespecíficos *Carica* (*C. papaya*) e *Horovitzia* (*H. cnidoscoloides*), endêmicos do México (DROOGENBROECK *et al.*, 2004; CARVALHO e RENNERT, 2012), sendo a espécie (*Carica papaya* L.) a única cultivada comercialmente de importância econômica, de acordo Badillo (2001).

O centro de origem ainda é discutido, sendo citados América do Sul, sul do México, terras baixas da América Central e as Antilhas. Segundo Lorenzi *et al.* (2006), o centro de origem e dispersão é a América Tropical. Costa (2008) indica o continente americano com destaque América do Sul onde se encontra espécies dos gêneros *Vasconcellea*, *Carica* e *Jaracatia*.

O mamoeiro é uma planta tipicamente tropical, com vasos laticíferos em todas as partes da planta, tronco oco, herbáceo, de 3 a 8 m de altura, ereto, apresenta uma coroa de folhas alternadas caracterizadas como grandes, com 20 a 60 cm de comprimento e até 70 cm de diâmetro, membranas e glabras, recortadas, com pecíolo oco e sistema radicular pivotante com raiz principal bem desenvolvida (SILVA e TASSARA, 1996; LORENZI *et al.*, 2006).

As flores do gênero *Carica* são brancas ou amarelas, as plantas são classificadas como uma espécie polígama, assim apresentando no gênero plantas masculinas, femininas e hermafroditas, com variações denominadas anomalias florais, com detalhes na publicação “Descritores para mamão” IBPGR (International Board of Plant Genetic Resources) (1988).

No Brasil, o mamoeiro cultivado comercialmente é do tipo ginoandromonóico, ou seja, segrega para plantas hermafroditas e femininas. As plantas hermafroditas apresentam flores alongadas denominadas flores perfeitas onde origina o fruto de valor comercial. Considerando as plantas hermafroditas, a classificação da espécie foi denominada como preferencialmente autógama com cleistogamia (DAMASCENO JUNIOR *et al.*, 2009b). No entanto, é possível encontrar pomares domésticos com mamoeiros comuns ou dioicos, segregando para plantas femininas e masculinas onde são classificados como alógama pois as plantas femininas necessitam do pólen oriundo de plantas masculinas.

O fruto é uma baga que pode apresentar forma variável de acordo ao tipo de flor, podendo ser oblongo, alongado, cilíndrico ou piriforme com tamanho variável apresentando até 3,0 kg e são divididos em dois grupos heteróticos: “Solo” e “Formosa”. Apresenta casca fina e lisa, de coloração amarelo-clara a alaranjado quando maduros, protegendo a polpa de coloração que varia de amarela, rosada a vermelho-alaranjada de 2,5 a 5,0 cm de espessura e com numerosas sementes pequenas que medem 5 a 7 mm, arredondadas, rugosas recobertas por uma mucilagem gelatinosa, com coloração conforme a variedade (MARIN; GOMES, 1986; SILVA; TASSARA, 1996; DANTAS *et al.*, 2002).

3.2.1 Biologia Floral

3.2.1.1 Tipos florais

As flores do mamoeiro são classificadas de diferentes formas. Segundo IBPGR (International Board of Plant Genetic Resources) (1988), os descritores sugerem apenas três tipos de flores classificados como flores estaminadas ou masculinas, flores pistiladas ou femininas e flores hermafroditas, sendo que as demais variações são consideradas como anomalias florais. A flor masculina não apresenta o gineceu e se o apresenta o mesmo é um pistiloide distribuídas em pedúnculos axilares longos; a flor feminina não apresenta o androceu, tendo apenas o gineceu constituído por um ovário, estilo e estigma, ocorrendo de forma isolada ou em grupo de duas a três inseridas nas axilas foliares; a flor hermafrodita apresenta tanto o androceu quanto o gineceu (DECRAENE e SMETS, 1999).

Os três tipos de flores consideradas nos descritores de mamão são citados pelos autores Badillo (1971), Couto e Nacif (1999), Dantas e Castro Neto (2000) e Marin e Gomes (1986):

a) Flor estaminada ou masculina - caracterizada pela ausência de estigma e pelo tubo da corola estreito e muito longo, terminando em cinco pétalas livres em sua extremidade. Ocorrem em pedúnculos axilares longos e pendentes, na parte superior do mamoeiro, muito distantes da junção do pecíolo com o caule. Apresenta os órgãos masculinos e femininos. O masculino é constituído por cinco pares de estames funcionais, soldados às pétalas e dispostos em duas séries de verticilos, sendo cinco superiores e cinco inferiores. O feminino possui ovário muito rudimentar e, geralmente, estéril, sem estigma, incapacitando as plantas de produzirem frutos.

Em determinadas épocas as plantas que produzem as flores masculinas podem produzir flores hermafroditas férteis geralmente alongadas possibilitando a formação de frutos, denominados de “mamões-machos”, “mamões-de-cabo” ou “mamões-de-corda”.

b) Flor pistilada ou feminina - formada por flores isoladas ou em pequenos números composto por duas ou três flores, com pedúnculos curtos nas axilas das folhas. São maiores que as masculinas, a flor é do tipo pentâmero com pétalas totalmente livres, com cálice gamossépalo e corola dialipétala. Internamente só apresenta o órgão feminino, que é constituído de um ovário grande e arredondado, que se afunila para o ápice, onde se inserem cinco estigmas sésseis em forma de leque. As flores não apresentam estames, nem rudimentos de estames, necessitando de pólen advindo de plantas masculinas ou hermafroditas para fecundação e formação de frutos. Originam frutos arredondados, oblongos ou ligeiramente ovalados, apresentando cavidade interna grande em relação à espessura da polpa, característica não interessante responsável pela perda de mercado comercial quando comparada com os frutos das plantas hermafroditas.

c) Flor hermafrodita - trata-se da flor hermafrodita alongada de onde se origina o fruto de valor comercial, com órgão masculino representado por dez estames funcionais e o feminino por um ovário alongado geralmente composto por cinco estigmas que favorece a fecundação natural dessas flores, dando origem a frutos de formato alongado de menor cavidade interna e maior aceitação no mercado. As flores hermafroditas são menores que as do tipo feminino, normalmente, presentes em pedicelos ou pedúnculos axilares curtos de mamoeiros

hermafroditas ou em pedúnculos longos das axilas de mamoeiros masculinos. Em decorrência das condições ambientais a flores hermafroditas podem ser afetada sofrendo variações, podendo ser encontradas nas populações flores do tipo pentândrica, carpelóide e estéril de verão.

3.2.1.2 Anomalias florais

As alterações que ocorrem nos tipos de flores ocorrem principalmente por fatores ambientais, sendo os mais citados na literatura a temperatura e umidade. As altas temperaturas principalmente no verão podem causar esterilidade de flores hermafroditas no mamoeiro, fenômeno este conhecido como esterilidade de verão, já as baixas temperaturas no inverno podem causar pentandria e carpeloidia (ARKLE JR. e NAKASONE, 1984; DANTAS *et al.*, 2002; ALMEIDA *et al.*, 2003; DAMASCENO JUNIOR *et al.*, 2008b).

As temperaturas podem causar danos em todas as fases de desenvolvimento da planta (CEROVIC *et al.*, 2000; HEDHLY *et al.*, 2003; ZINN *et al.*, 2010) com especial referência a fase reprodutiva, e, a intensidade dessa transição de sexos dependerá da variedade, idade e o ambiente onde a planta esta sendo cultivada (STOREY, 1941).

O aumento da temperatura apresenta uma condição desfavorável, pois afeta a quantidade e a morfologia do pólen, deiscência de anteras, arquitetura da parede do grão de pólen, composição química, o metabolismo do grão de pólen, a viabilidade polínica a capacidade de germinação e o crescimento do tubo polínico (HEDHLY *et al.*, 2008; HEDHLY, 2011). Em condições de baixas temperaturas, excesso de umidade e nitrogênio no solo favorecem o aparecimento de pentandria e carpeloidia (AWADA e IKEDA, 1957; ALMEIDA *et al.*, 2003; DAMASCENO JÚNIOR *et al.*, 2008a).

As flores com pentandria apresentam as pétalas soldadas e inseridas na base do ovário, apresentando cinco estames. Os frutos formados são arredondados com cavidade interna grande em relação à espessura da polpa, com cinco sulcos longitudinais bem profundos (COUTO e NACIF, 1999).

A carpeloidia se caracteriza pela transformação dos estames em carpelos durante a fase desenvolvimento floral de forma que os carpelos normais juntamente

com o ovário são suprimidos em diferentes graus de desenvolvimento e originam frutos malformados denominados de carpelóides ou cara-de-gato.

A flor hermafrodita estéril, com ocorrência nos meses mais quentes, também é denominada como esterilidade de verão. Neste contexto, o pistilo atrofia e se torna não funcional, sendo a flor considerada masculina e sendo impossível a formação de fruto. Segundo Arkle Júnior e Nakasone (1984) a esterilidade feminina e a carpeloidia se inicia durante a diferenciação dos estames e ovários, oito a nove semanas antes da antese. Este fenômeno é denominado reversão sexual.

A reversão sexual em plantas masculinas em determinadas épocas também é possível, ocorrendo o desenvolvimento de ovário funcional em flores masculinas, tornando-se hermafroditas funcionais com capacidade de produzir frutos conhecidos como “mamão-macho” ou “mamão-de-corda” (SINGH *et al.*, 1963). De acordo com Zinn *et al.* (2010) um único dia quente ou noite fria, próximo do período de fertilização pode ser decisivo para o sucesso reprodutivo de muitas plantas.

Damasceno Junior (2008a) avaliando 23 linhagens e 22 híbridos obtidos entre linhagens do grupo “Solo” e “Formosa” observou que as linhagens do grupo “Solo” tendem a ser mais vulneráveis a carpeloidia e pentandria enquanto que o tipo “Formosa” é mais vulnerável a esterilidade de verão. Martelleto *et al.* (2011), estudando o mamoeiro Baixinho de Santa Amália em diferentes ambientes de proteção observaram maior número de frutos carpelóides por planta durante os meses de setembro e dezembro, em resposta a altas temperaturas, maior amplitude térmica e ao vigor vegetativo.

As anomalias em flores hermafroditas são de grande importância na cultura do mamoeiro, representando a produção de frutos sem importância comercial. Diante desses fatores melhoristas de mamoeiro buscam selecionar genótipos que apresentem uma frequência máxima de até 10% de flores estéreis de verão (COSTA e PACOVA, 2003) e até 10% de frutos carpelóides ou pentândricas (DANTAS *et al.*, 2002).

3.2.1.3 Expressão sexual das plantas

Quanto à caracterização de polimorfismo floral, a espécie é considerada trióica, ou seja, pode apresentar plantas masculinas, femininas e hermafroditas (MING *et al.*, 2007). As variedades do mamoeiro, ou são dióicas, apresentando

plantas femininas e masculinas, ou ginoandromonóicas, atualmente explorado em plantios comerciais apresentando plantas femininas e hermafroditas (QIGYI *et al.*, 2008).

O sexo das plantas é determinado pelo alelismo múltiplo (três alelos), apresentando as seguintes formas alélicas (M_1 , M_2 , e m), onde as plantas femininas são homozigotas para o alelo “ m ” e as plantas masculinas e hermafroditas são heterozigotas para os alelos “ M_1 ” e “ M_2 ” sendo M_1m o genótipo das plantas masculinas e M_2m as plantas hermafroditas, sendo que as formas M_1M_1 , M_2M_2 e M_1M_2 são responsáveis pela letalidade (HOFMEYR, 1938; STOREY, 1938). Com intermédio da biologia molecular, outra teoria foi estabelecida para determinação do sexo das plantas de mamoeiro, sendo explicado pela presença de um cromossomo sexual primitivo, sendo as plantas masculinas XY, as hermafroditas XYh, e as femininas XX (MING *et al.*, 2007).

Segundo Marin e Gomes (1986), os três tipos de flores podem realizar quatro cruzamentos, sendo por ação da polinização via vento, insetos e/ou do próprio homem:

a) Flor hermafrodita x flor masculina – Quando pólenes de flores do sexo masculino fecundam flores hermafroditas. O cultivo das sementes produzidas proporcionará 33% de plantas masculinas, 33% de hermafroditas e 33% de femininas, sendo indesejável em condições de cultivo comercial, por originar plantas masculinas improdutivas e plantas femininas que originam frutos arredondados de pouca aceitação comercial e baixo valor de mercado.

b) Flor feminina x flor masculina – Quando pólenes de flores de masculinas fecundam flores femininas, o cultivo das sementes produzidas proporcionará 50% de plantas masculinas e 50% femininas. O elevado percentual de plantas masculinas reflete em altos prejuízos aos produtores, por serem improdutivas e plantas femininas produzem frutos não desejáveis comercialmente.

c) Flor feminina x flor hermafrodita – Quando pólenes de flores hermafroditas fecundam flores femininas, o cultivo das sementes produzidas dará origem a 50% de plantas hermafroditas e 50% femininas. Esse tipo de cruzamento também não é desejável em plantios comerciais, devido à proporção de plantas femininas. Essas, embora produtivas, produzem frutos de formato arredondado a ovalado com cavidade interna grande, conferindo menor valor comercial como mencionado anteriormente.

d) Flor hermafrodita x flor hermafrodita – Flores hermafroditas ao serem fecundadas pelo próprio pólen (autofecundação), ou por pólen de outras flores hermafroditas, produzirão sementes que cultivadas proporcionará uma proporção de 67% de plantas hermafroditas e 33% de plantas femininas. Cruzamento com maior percentual de plantas hermafroditas, produtivas, com frutos de formato alongado e menor cavidade interna, com maior aceitação comercial e maior valor de mercado.

Apesar da expressão fenotípica do sexo seja monogênico com alelos múltiplos, a mesma é bastante influenciada por fatores ambientais, principalmente a temperatura e umidade (DANTAS *et al.*, 2002). Segundo Sippel *et al.* (1989), a temperatura tem grande influência na formação de suas flores sendo que o ovário se desenvolve durante oito semanas até a abertura floral em frutos femininos e 6-7 semanas em frutos hermafroditas, podendo provocar anomalias.

Conforme Ide (2008), nas condições da África do Sul que apresenta clima subtropical, as flores da cultivar Sunrise Solo estende-se por 10 semanas, da diferenciação até a antese período sujeito a alterações e surgimento de anomalias. Porém considerando os três sexos, as plantas masculinas e hermafroditas são mais vulneráveis as anomalias florais quando comparadas com as plantas femininas, pois estas são mais estáveis durante o florescimento.

Em condições de campo, a identificação do sexo em plantas de mamoeiro só é possível no início do florescimento entre três e cinco meses do plantio, após verificação dos botões florais. Colhendo-se frutos a partir de flores hermafroditas autofecundadas, os produtores ainda devem triplicar o número de mudas buscando diminuir perdas, que aumenta o custo de produção, além de favorecer a competitividade entre as plantas até a realização do raleio deixando uma planta hermafrodita por cova (ANDREANI JÚNIOR, 1998).

3.3 Exigências climáticas do mamoeiro

O mamoeiro é uma frutífera de clima tropical, adaptando-se bem a condições de clima quente e úmido. A cultura se sustenta com produção significativa em regiões com temperatura média anual próximo a 25 °C, pluviosidade anual de 1.500 mm e umidade relativa do ar de 60 a 85% com limites térmicos de temperatura entre 21 e 33°C (OLIVEIRA *et al.*, 1994; MARIN *et al.*, 1995; SERRANO e CATTANEO, 2010).

Segundo Manica *et al.* (2006) temperaturas na faixa de 22 a 27°C são consideradas adequadas para o desenvolvimento vegetativo, precocidade de florescimento e colheita dos primeiros frutos, apresentando excelente sabor, altos teores de sólidos solúveis e produtividade significativa. Em localidades com temperatura média entre 18°C e 21°C, ocorre prejuízo na produção e os frutos apresentam maturação mais lenta com redução dos sólidos solúveis, se tornando menos saboroso e com polpa insípida e coloração pálida (OLIVEIRA *et al.*, 1994; RUGGIERO *et al.*, 2011). As temperaturas abaixo de 15°C paralisa o crescimento vegetativo, reduz florescimento, atrasa maturação e resulta em frutos de menor qualidade (MANICA, 1982; NAKASONE, 1988).

O excesso de chuva associado a alta umidade relativa do ar influencia negativamente o cultivo do mamoeiro reduzindo a fertilização e formação de frutos e contribui com o surgimento de doenças fúngicas (MANICA *et al.*, 2006). A ocorrência de ventos fortes favorece a queda de folhas reduzindo o principal órgão responsável pela fotossíntese expondo os frutos aos raios solares, ventos de tal intensidade pode gerar fendilhamento. Segundo Jesus Júnior *et al.* (2007), a cultura do mamoeiro apresenta resultados satisfatórios para exploração econômica em altitudes de até 200 metros, no entanto também se mantem produtivas em áreas mais altas.

3.4 Melhoramento genético

Os programas de melhoramento genético por intermédio de planejamentos e metodologias buscam facilitar e reduzir tempo a alcançar objetivos pré-definidos. O aumento de produção e qualidade de alimentos são objetivos cada vez mais óbvios, afim de atingir cada fatia do mercado consumidor que vem se tornando cada vez mais exigente e principalmente em países em desenvolvimento onde a população se encontra em constante crescimento.

Segundo Nakasone (1980), os programas de melhoramento genético no Havaí estabeleceram alguns objetivos sendo: plantas com alto vigor, frutificação precoce e menor altura de inserção primeiro fruto, ausência ou ocorrência mínima de carpeloidia e esterilidade feminina na forma hermafrodita, resistência a insetos, alta produtividade com frutos uniformes, peso de fruto aproximado de 0,45 kg, forma alongada, piriforme ou oval, casca lisa sem manchas, polpa espessa de coloração

amarelo-alaranjada e consistência firme, com altos teores de sólidos solúveis totais, ausência de odor desagradável e resistência a várias doenças específicas de fruto.

No Brasil os objetivos são próximos aos citados em 1980 no Havaí. Segundo Dantas *et al.* (2002), as metas são: desenvolver cultivares resistentes a doenças, ausência ou ocorrência mínima de carpeloidia, pentandria e esterilidade de verão, frutificação precoce, floração em altura inferior a 90 cm, peso médio de fruto do grupo “Formosa” de 800 a 1300 g e do grupo “Solo” 350 a 600 g, casca lisa e sem manchas, polpa vermelho-alaranjada, cavidade ovariana pequena com formato de estrela, polpa com espessura superior a 20 mm, sólidos solúveis totais acima de 14° Brix e maior longevidade pós-colheita.

Os trabalhos iniciais denominados como base no melhoramento do mamoeiro foram realizados diversos autores (HOFMEYER, 1938; STOREY, 1953; AWADA, 1953; HOROVITZ, 1954), sendo a obtenção de cultivares de mamoeiro endogâmicas o principal objetivo nos países Índia, Havaí e Porto Rico (SINGH, 1953; STOREY, 1953; DHALIWAL, 1966), já na atualidade nestes países também se tem desenvolvido muitos trabalhos com a obtenção e avaliação de híbridos (DINESH, 2010; ARA *et al.*, 2016; GOWDA *et al.*, 2017; YANTHAN *et al.*, 2017; LIEB *et al.*, 2018).

Segundo Pereira *et al.* (2006), inicialmente o sucesso de um programa de melhoramento genético está no conhecimento sobre a diversidade genética existente, explorando essa diversidade na seleção ou cruzamentos na obtenção de genótipos com características agronômicas desejáveis. A exploração da heterose ou vigor híbrido em plantas autógamas tem se tornado uma estratégia eficiente, sendo a seleção dos genótipos contrastantes ou distância genética entre os genitores a base encontrada com estudos de diversidade.

Na cultura do mamoeiro o melhoramento genético se dá dentro da espécie, ou seja, intraespecífico, explorando a variabilidade entre genótipos de um mesmo Grupo ou entre Grupos. Os genótipos mais explorados no Brasil são representados por um número reduzido, classificados em dois grupos heteróticos, conforme o tipo de fruto: Grupo “Solo” e Grupo “Formosa”.

As cultivares do grupo “Solo” são linhagens puras (FERREGUETTI, 2003), ou seja, são geneticamente uniformes, onde a fixação genotípica se deve a sucessivas gerações de autofecundação, sendo as cultivares mais plantadas comercialmente. A exploração do grupo “Solo”, no Brasil, surgiu inicialmente no

início da década de 70 com a introdução da cultivar ‘Sunrise Solo’, o fruto oriundo de planta hermafrodita apresenta forma piriforme com peso médio de 500 g, polpa vermelho-alaranjada, cavidade interna estrelada, com início de produção aos nove a 10 meses após plantio, produzindo 45 t.ha⁻¹.ano⁻¹ (DANTAS *et al.*, 2002).

A partir da década de 80, novas cultivares foram desenvolvidas, como: ‘Sunrise Solo 72/12’ (1982); ‘Baixinho de Santa Amália’ (1986); ‘Grampola’ (1988); ‘Golden’ (1996); ‘Gran Golden’ (1997); ‘Sunrise Solo BSA’ (1988); ‘Golden MD 2’ (2001) e ‘Golden THB’ (2004) (RUGGIEIRO *et al.*, 2011). A cultivar ‘Aliança Rb 001-4’ (2001) é uma cultivar promissora que foi selecionada por produtores e sendo bastante cultivada atualmente no Norte do Espírito Santo com relatos de maior vida útil de prateleira (MARIN *et al.*, 2011).

O grupo “Formosa” no Brasil vem sendo representado principalmente pelo ‘Tainung 01’ este originário de Taiwan que foi introduzido no Brasil na década de 70 e se mantém como representante do grupo “Formosa” por ser altamente produtivo (MARTINS *et al.*, 2003). Outros cultivares do grupo “Formosa” foram desenvolvidos como: o híbrido ‘UENF/Caliman 01’ (2001) e a variedade ‘Rubi Incaper 511’ (2010), estes com finalidade para substituição dos plantios do híbrido ‘Tainung 01’ reduzindo a importação de sementes do mesmo que implica um custo oneroso (RUGGIEIRO *et al.*, 2011).

As principais instituições de pesquisa no Brasil que vem trabalhando com melhoramento genético do mamoeiro são a Universidade Estadual Norte Fluminense Darcy Ribeiro (UENF), no Rio de Janeiro, o Centro Nacional de Pesquisa Mandioca e Fruticultura (EMBRAPA/CNPMP) na Bahia, o Instituto Capixaba de Pesquisa e Extensão Rural (INCAPER) e a Universidade Federal do Espírito Santo (UFES) no Espírito Santo.

A parceria entre a Universidade Estadual do Norte Fluminense (UENF) e a Empresa Caliman Agrícola S.A., empresa localizada em Linhares, Espírito Santo, em 1996 iniciou um programa de melhoramento genético para o mamoeiro, onde obteve o registro de 21 cultivares registrados junto ao Ministério da Agricultura, Pecuária e Abastecimento (MAPA) que contém 56 registros no total (MAPA, 2018). O primeiro híbrido de mamão no Brasil foi denominado comercialmente de ‘UENF/Caliman’ 01 e conhecido como ‘Calimosa 01’ lançado em 2003, obtido do cruzamento envolvendo linhagens do tipo “Solo” e do tipo “Formosa” (SILVA, 2006). Apresenta fruto com polpa avermelhada, com peso médio de aproximadamente 1.200 g por fruto,

diâmetro do fruto de 9,9 cm, comprimento de 21,5 cm, diâmetro da cavidade ovariana de 5 cm, relação comprimento/diâmetro de 2,2.

Em 2010, foi lançada a variedade do grupo “Formosa” ‘Rubi Incaper 511’, fruto de vários anos de pesquisa conduzida no Incaper com características de produtividade e qualidade de frutos próximas as do genótipo ‘Tainung 01’ principal genótipo cultivado no Espírito Santo com o fruto de coloração verde-escura, polpa vermelho-alaranjada, peso médio de aproximadamente 1.470 g e sólidos solúveis totais de 10,2º Brix (SERRANO e CATTANEO, 2010).

A parceria entre a Universidade Federal do Espírito Santo (UFES) com a Empresa Caliman Agrícola S.A., têm desenvolvido vários trabalhos como propagação vegetativa, desenvolvimento de novos híbridos e outras inovações com a cultura do mamoeiro (SCHMILDT *et al.*, 2009; SCHMILDT *et al.*, 2010; FERREIRA *et al.*, 2011; SCHMILDT *et al.*, 2016b; SILVA *et al.*, 2017; NASCIMENTO *et al.*, 2018a; NASCIMENTO *et al.*, 2018b).

O desenvolvimento de híbridos em sua maioria tem sido voltado a formação de genótipos a compor o grupo “Formosa” efetuando cruzamentos entre os grupos heteróticos “Solo” e “Formosa”. Segundo Hamilton (1954), o vigor híbrido na geração F₁ têm sido observado quando efetuado cruzamento de genótipos do grupo “Solo” e “Formosa” devido os genótipos serem contrastantes, quando o cruzamento é feito entre as linhagens do grupo “Solo” não ocorre vigor híbrido pelo fato da relação genética ser muito próxima. No entanto, a estratégia de exploração do vigor híbrido no grupo “Solo” pode ser trabalhada desde que genótipos contrastantes sejam identificados pertencentes a um mesmo grupo com auxílio da diversidade genética para características de interesse (CARDOSO, 2012; VIVAS *et al.*, 2013). Esta estratégia foi usada recentemente, dando origem a novos híbridos, devidamente registrados no MAPA (MAPA, 2018).

As variedades de mamoeiro mais cultivadas comercialmente pertencem ao grupo “Solo” se sustenta em estreita base genética, limitando o número de variedades a serem exploradas comercialmente estando vulneráveis aos ataques de pragas e doenças. Contudo, ações voltadas ao desenvolvimento de novos genótipos do grupo Solo devem ser exploradas como estratégia em programas de melhoramento da cultura. O lançamento de novas cultivares de mamão por programas de melhoramento no Brasil com finalidade ao mercado interno e externo têm sido relatado por vários pesquisadores (MARIN *et al.*, 2006; CASTELLEN *et al.*,

2007; IDE *et al.*, 2009; DANTAS *et al.*, 2015; LUZ *et al.*, 2015; NASCIMENTO *et al.*, 2018a; NASCIMENTO *et al.*, 2018b).

O melhoramento convencional como estratégia vem sendo o mais utilizado, seguindo etapas que vai desde a caracterização, estudo da divergência genética utilizando médias de variâncias e parâmetros genéticos (CATTANEO, 2001), coleta de germoplasma, produção de linhagens fixando alelos via autofecundação (NAKASONE e STOREY, 1955), capacidade combinatória visando produção de híbridos (GIACOMETTI e MUNDIN, 1953; STOREY, 1953; MARIN, *et al.*, 2006) e retrocruzamento quando um dos progenitores apresenta características desejáveis a ser usado como recorrente (RAMOS *et al.*, 2011).

Segundo Nakasone *et al.* (1972), a melhoria das características de planta e fruto poderá ter sucesso por meio aos cruzamentos sistemáticos entre cultivares contrastantes. Entretanto, a seleção é um processo lento por que ao selecionar características desejáveis poderão ser introduzidas características indesejáveis, o que leva tempo na obtenção de cultivares desejáveis a aceitação comercial.

Grande variabilidade tem sido observada na geração F_2 a F_4 maximizando potenciais a seleção (KARUNAKARAN *et al.*, 2010). Segundo Giacometti e Ferreira (1988), a seleção depende da escolha dos progenitores e o sucesso na seleção é garantido pela herdabilidade de cada característica em estudo acompanhando os possíveis resultados nas gerações seguintes. A seleção é facilitada como o conhecimento da herança de cada característica que favorece o direcionamento dos cruzamentos iniciais e estratégias de seleções.

O conhecimento da herança das características de interesse é importante a traçar estratégias no programa de melhoramento. Nakasone (1980) em estudo com características de fruto concluiu que a forma do fruto é um caráter com herdado quantitativamente, o odor forte semelhante a éter e não aceitado pelo consumidor é um caráter controlado por gene simples recessivo, os tipos de casca lisa é dominante sobre os tipos casca rugosa e há evidências que a coloração de polpa vermelha é um mutante controlado por genes simples recessivo. O estudo da herança voltado a características em geral e principalmente quanto a arquitetura de planta são informações cruciais a serem exploradas no direcionamento de cruzamentos e seleções.

3.4.1 Importância do estudo de arquitetura de planta com ênfase na cultura do mamoeiro

Os estudos sobre a arquitetura de plantas são importantes a serem explorados para diversas culturas com destaque para cultura do mamoeiro que vem sendo cultivado em ambientes protegidos em diversos países, sendo alvo de estudos na obtenção e avaliação de genótipos com baixa arquitetura desde a década de 1990 (DREW *et al.*, 1998; POMPER *et al.*, 2003; PASTOR *et al.*, 2010).

Na Índia, os trabalhos de pesquisa gerais com a cultura do mamoeiro tiveram início durante 1966-1967 e com a finalidade de obtenção de genótipos de baixa arquitetura surgiram alguns genótipos como o Pusa Dwarf (Dioecious) por seleção convencional (SINGH *et al.*, 2010) e o Pusa Nanha mutação obtido a partir do tratamento de sementes com raios gama (RAM e SRIVASTAVA, 1984).

No Brasil o genótipo de baixa arquitetura popularmente conhecido e com destaque em pesquisas é o 'Baixinho de Santa Amália' que surgiu em 1986 no Estado do Espírito Santo denominado como uma mutação germinativa da cultivar 'Improved Sunrise Solo' (CATTANEO, 2001).

Na Espanha os cultivos de plantas de baixa arquitetura se restringi ao genótipo BH65 (GALAN, 2014; SALINAS *et al.*, 2017b; SALINAS *et al.*, 2018), este fato também ocorre na Turquia (GUNES e GUBBUK, 2012). O BH65 cultivado na Espanha é denominado como genótipo selecionado do cultivar Baixinho de Santa Amália (PINILLOS, *et al.*, 2018).

O ambiente protegido tem sido uma estratégia para o cultivo de culturas tropicais em países temperados e possivelmente tendem a ser uma estratégia para o futuro reduzindo problemas encontrados nos cultivos tradicionais quanto a pragas e doenças, buscando um aumento de produtividade e frutos com maior qualidade. Em estudo de genótipos de *Carica papaya* L. em ambiente protegido quanto ao rendimento dos frutos e crescimento em clima temperado, Céccoli *et al.* (2013) observaram um aumento quanto ao rendimento de 291% comparado com o cultivo tradicional e os híbridos com baixa arquitetura permitiram um cultivo viável e lucrativo.

O desenvolvimento de novos genótipos de baixa arquitetura é uma estratégia a ser trabalhada, sendo que o mamoeiro apresenta uma apreciável variabilidade fenotípica para várias características morfológicas, no entanto, poucos

estudos têm sido realizados para caracterização das mesmas na literatura (NIKLAS e MARLER 2007; OCAMPO *et al.*, 2006). A seleção de genótipos promissores é o primeiro pré-requisito para início de um programa de melhoramento que visa o desenvolvimento de novas cultivares quanto a arquitetura de plantas.

No banco de germoplasma da Caliman Agrícola S.A., genótipos promissores para as características morfológicas tem se destacado como a cultivar de baixa arquitetura com coloração de folhas verde-escuro 'Baixinho de Santa Amália' e a cultivar de alta arquitetura, pecíolo curto e folhas de pequeno tamanho com coloração verde-claro 'Golden Pecíolo Curto' (SILVA *et al.*, 2017), sendo uma das estratégias a obtenção de novas cultivares dentre elas a possibilidade de plantas com baixa arquitetura e pecíolo curto que permita o cultivo e adensamento em ambiente protegido ou tradicional.

O desenvolvimento de novas cultivares de interesse em um programa de melhoramento pode seguir uma determinada ordem cronológica, sendo inicialmente a seleção de genótipos promissores o primeiro pré-requisito, seguindo pela realização do cruzamento entre os parentais, estudo da diversidade genética nas gerações segregantes, análise de gerações e estudo das heranças das características de interesse.

3.4.2 Estudo de diversidade genética

O estudo de diversidade genética, ou das diferenças nas frequências alélicas das populações, tem grande importância em programas de melhoramento envolvendo hibridações, pois identificam os genótipos promissores a serem utilizados como progenitores que favoreçam maior efeito heterótico e proporcione maior segregação e recombinação (CRUZ; REGAZZI; CARNEIRO, 2012).

Segundo Cruz; Regazzi; Carneiro, (2012) e Amaral Júnior e Thiébaud (1999), o estudo de diversidade pode ter outras finalidades como: possibilitando a recuperação de genótipos superiores nas populações segregantes quando combinações de maior efeito heterótico são identificadas e no contexto de evolução das espécies com informações dos recursos disponíveis, localização e intercâmbio dos mesmos.

No estudo de diversidade genética de população ou indivíduos, podem ser utilizadas múltiplas informações sendo elas morfo-agronômicas, fitoquímicas ou

moleculares. Os caracteres são submetidos a técnicas biométricas multivariadas permitindo unificar múltiplas informações resultando na escolha de progenitores divergentes para o programa de melhoramento (CRUZ; REGAZZI; CARNEIRO, 2012).

A diversidade genética tem sido explorada por diversos métodos de análise multivariada, dentre as mais empregadas são variáveis canônicas, componentes principais e os métodos de agrupamento. Trabalhos têm sido realizados com a cultura do mamoeiro (CASTELLEN *et al.*, 2007; CARDOSO *et al.*, 2009; QUINTAL *et al.*, 2012).

Oliveira *et al.* (2010) verificaram alta diversidade genética em acessos de mamoeiro para tipos diferenciados de plantas e frutos para uso comercial. Cardoso *et al.* (2009), avaliando qualidade fisiológica de sementes observaram variabilidade explorável afim de subsidiar a seleção de progenitores para obtenção genótipos superiores.

A determinação ou escolha da técnica adequada tem sido de acordo ao objetivo do pesquisador, facilidade de análise e como os dados foram obtidos (CRUZ; REGAZZI; CARNEIRO, 2012). Dentre esses métodos, destaca-se o Ward MLM (Modified Location Model), proposto por Franco *et al.* (1998).

3.4.3 Modelo de Localização Modificado (MLM)

O modelo de localização ML ou *Location Model* (LM) proposto por Olkin e Tate (1961), é um método multivariado, ou seja, tem como critério unificar múltiplas informações, classificando n indivíduos, quando p variáveis contínuas e q variáveis discretas são mensuradas em um ambiente (ORTIZ *et al.*, 2008). O LM gera uma única variável multinomial W com níveis m ($W = 1, 2, \dots, m$) englobando todos os níveis q das variáveis discretas.

Franco *et al.* (1998) propuseram modificação ao método LM e lançaram o *Modified Location Model* (MLM), atribuindo que m níveis de W variáveis e o p variáveis multinormais, são independentes em cada subpopulação. A determinação do número de grupos é definido pela função logarítmica da probabilidade (*Log-Likelihood*), conforme os critérios do pseudo-F e pseudo- t^2 , associado ao perfil da verossimilhança e teste da razão da verossimilhança.

O método MLM consiste em duas etapas, sendo que na primeira, os grupos são definidos pelo método agrupamento *Ward* (WARD JÚNIOR, 1963), utilizando a matriz de dissimilaridade de Gower (GOWER, 1971). Na segunda etapa, a média do vetor da variável quantitativa em cada subpopulação é estimada pelo procedimento MLM, independente dos valores de *W*. Essa estratégia permite explorar toda informação disponível do germoplasma em estudo sendo variáveis quantitativas ou qualitativas. Esta técnica permite definir o número ótimo de grupos e medida dos mesmos com alta precisão, uma vez que cada acesso é alocado em grupo específico adotando a melhor probabilidade (AMARAL JÚNIOR *et al.*, 2010).

Embora a técnica explore todas informações disponíveis sendo elas qualitativas e quantitativas, poucos são os trabalhos que vem sendo utilizando esse procedimento, como exemplo, milho (ORTIZ *et al.*, 2008), tomate (GONÇALVES *et al.*, 2009), feijão (CABRAL *et al.*, 2010), mamona (OLIVEIRA *et al.*, 2013), inhame (MOREIRA *et al.*, 2017), feijão-fava (SILVA *et al.*, 2017), goiaba (KRAUSE *et al.*, 2017) e milho pipoca (KUROSAWA *et al.*, 2018).

3.4.4 Análise genética

3.4.4.1 Análise genética de médias e variâncias

O conhecimento da variância genética e fenotípica, assim como a relação entre os descritores e suas herdabilidades são informações cruciais, não só voltado a teoria da herança quantitativa em análise, mas também aos valores práticos, com a seleção de dois ou mais caracteres e o desenvolvimento de estratégias de seleção (KENG *et al.*, 2006). Os efeitos gênicos em sua magnitude fundamentais à seleção e predição de comportamento de gerações segregantes e híbridas (CRUZ; REGAZZI; CARNEIRO, 2012).

A análise genética tem sido explorada por técnicas biométricas sendo análise dialélica e a análise de gerações. As técnicas permitem analisar natureza e a variabilidade genética disponível na população segregante em estudo e os efeitos gênicos que constituem as médias.

Tais análises são divididas em duas etapas: a primeira envolve a quantificação da magnitude e natureza da variabilidade genética na população segregante em estudo, e a segunda a importância relativa dos efeitos gênicos que

constituem as médias. O estudo das médias e variâncias permitem a realização de ensaios de gerações envolvendo progenitores P_1 e P_2 , gerações F_1 e F_2 e retrocruzamentos RC_1 e RC_2 (SCHMILDT *et al.*, 2016a).

As questões primárias da genética para caracteres métricos são desenvolvidas em termos de variância e sua partição dividida em diferentes causas (FALCONER, 1981). Segundo Ramalho *et al.* (1993), a variância como sendo uma estatística de segunda ordem é preferível quando comparada com a média que representa a estatística de primeira ordem, já que esta última pode não representar o que realmente está ocorrendo em uma população segregante. A média relata a soma algébrica de cada loco individualmente estando sujeito a erros devido a presença de genes dominantes. Caso estes estejam em locos no sentido oposto vem a apresentar um efeito menor ou nulo, o uso da variância permite uma interpretação mais consistente onde os efeitos dos locos individuais são elevados ao quadrado eliminando a possibilidade de se cancelarem, favorecendo a obtenção de estimativas de herdabilidade e predição de ganhos esperados com seleção, não sendo possível com médias.

Segundo Ramalho *et al.* (1993), com o estudo das variâncias e médias é possível indicar se as estimativas são proporcionadas por causas genéticas ou de outros fatores. O estudo genético por intermédio das variâncias são estimados por parâmetros genéticos como herdabilidade, variância fenotípica, genotípica e ambiental, entre outros, explorando a magnitude e a natureza da variabilidade genética na população em estudo (CRUZ; REGAZZI; CARNEIRO, 2012; MOREIRA, 2006).

Segundo Adams (1982), a obtenção do genótipo de interesse com emprego da variância de caracteres quantitativos em uma população segregante é de fundamental importância o conhecimento da herança, assim como, o efeito de dominância, sobredominância e aditividade. Além do tipo de interação não-alélica, importante para tomada de decisão em programa de melhoramento obtida por estimativa dos parâmetros genéticos aditivos, dominantes e epistáticos (aditivo x aditivo, aditivo x dominância e dominante x dominante) (MARAME *et al.*, 2009).

A variância aditiva é um dos fatores determinantes da covariância com principal representatividade em população melhorada, sendo um indicativo de maior facilidade na identificação de genótipos superiores com maior concentração de alelos favoráveis, já a variância de dominância é indicativo de dificuldade de

seleção, mas sendo importante a exploração do vigor híbrido em combinações de genótipos (CRUZ; REGAZZI; CARNEIRO, 2012).

3.4.5 Herdabilidade

A herdabilidade de um caráter é explorada para separar as diferenças genéticas e não-genéticas entre indivíduos, fornecendo informação sobre a variância genética presente na variância fenotípica e a confiabilidade do fenótipo como indicativo do valor genético (FALCONER, 1981; RAMALHO, *et al.*, 1993), sendo de fundamental importância para escolha dos métodos de seleção a serem adotados e estimação dos ganhos genéticos em programa de melhoramento (REIS, 2000).

Jacquard (1983) apresentou três concepções para definição de herdabilidade, sendo a medida de semelhança entre pai e filho, proporção genética no sentido amplo e proporção genética no sentido restrito, e, ressaltou que a herdabilidade não defini o caráter, mas sim o contexto da população estudada.

A herdabilidade têm sido relatadas na predição de ganhos em inúmeras decisões práticas em melhoramento (FALCONER, 1981; BORÉM, 2009). Com a utilização de dados dos progenitores P_1 e P_2 e gerações F_1 e F_2 , pode-se estimar a herdabilidade no sentido amplo, no entanto, com conhecimento das variâncias dos retrocruzamentos RC_1 e RC_2 , pode-se estimar a variância aditiva e a herdabilidade no sentido restrito (RAMALHO *et al.*, 1993).

A herdabilidade no sentido amplo, pode ser definida como a razão da variância genotípica pela variância fenotípica, no entanto, a herdabilidade do sentido restrito corresponde a razão da variância aditiva pela variância fenotípica (FALCONER *et al.*, 1981; BORÉM, 2009). A herdabilidade no sentido amplo tem relevante importância em plantas com propagação vegetativa onde os descendentes são geneticamente iguais ao parental.

A herdabilidade no sentido restrito estima o ganho efetivo no processo de seleção, por quantificar a importância relativa da proporção aditiva da variação genética, que pode ser transmitida a próxima geração (BORÉM, 2009).

A herdabilidade não é somente de um caráter, mas sim de uma população, onde pode ser aumentada pela introdução de variabilidade genética e melhorando o ambiente no qual as plantas estão sendo acompanhadas.

Segundo Cattaneo (2001), em trabalho realizado com mamoeiro em Linhares, ES, os descritores altura de florescimento, número de frutos por planta e peso de frutos se destacaram por apresentar uma alta herdabilidade no sentido restrito, e, métodos simples aplicados a seleção desses descritores possibilitam ganhos expressivos, no entanto, os descritores altura de plantas, diâmetro de caule e produtividade de frutos apresentam baixa herdabilidade no sentido restrito, sugerindo que para a obtenção de sucesso satisfatório seja adotado métodos mais trabalhosos ou seleção indireta.

3.4.6 Estudo de herança para caracteres qualitativos com uso de Hipóteses Genéticas na cultura do mamoeiro

Na cultura do mamoeiro a variabilidade quanto ao caractere qualitativo coloração das folhas tem sido foco em diversos trabalhos principalmente voltado a coloração verde-claro denominada como “tipo Golden”. Tal caractere é importante, pois plantas com folhas verde-claro também apresentam frutos de coloração verde-claro e com base a diversos autores tal caractere está relacionado a tolerância ao distúrbio mancha fisiológica do mamoeiro (MFM) que reflete diretamente a danos econômicos na cultura (OLIVEIRA e VITORIA, 2011; PINTO *et al.*, 2013b; PINTO *et al.*, 2013c).

Os estudos quanto a coloração das folhas tem sido relatado por diversas culturas, por exemplo, em pesquisa com alface a variabilidade e a presença de mutantes deletérios para a coloração de folhas tem sido destaque em estudo de herança. Para a coloração verde-claro tem sido relatado que a ocorrência está relacionada a presença de genes recessivos (CASSETARI *et al.*, 2015). Tal estudo de determinação de herança se torna crucial a ser realizado na cultura do mamoeiro tendo em vista a importância de tal caractere qualitativo para direcionamento e obtenção de novos genótipos em programas de melhoramento.

A determinação da herança para caracteres qualitativos é baseada nas leis mendelianas, onde se verifica a proporção fenotípica em F_2 e retrocruzamentos RC_1 e RC_2 . No entanto, para os caracteres quantitativos tal avaliação se torna impossível o estudo de herança, pois os caracteres em populações segregantes apresentam valores fenotípicos em distribuição contínua.

O estudo de herança monogênica ou oligogênica deve cumprir alguns pré-requisitos. Inicialmente os genitores devem ser contrastantes para o caractere em estudo onde serão realizados cruzamentos para obtenção de geração F_1 , em sequência é obtido a F_2 e os retrocruzamentos RC_1 e RC_2 resultante do cruzamento da F_1 com seus progenitores e em alguns casos os fenótipos são avaliados da geração $F_{2:3}$ (geração F_3 originada de seleção em F_2) para confirmação da herança constatada no estudo.

Os genitores e todas as gerações de cruzamentos obtidas, com base na segregação fenotípica são submetidas a avaliações para determinação do controle genético com base nas leis mendelianas. Alguns caracteres qualitativos mais especificamente genes mutantes foram estudados por diferentes autores na cultura do mamoeiro (STOREY, 1953; BRAUN, 1960; MEKANO; NAKASONE, 1976).

Os caracteres qualitativos com distribuição discreta são submetidos à análise de hipótese genética e com uma margem de erro permite concluir se tal caractere é governado por um, dois ou mais genes e o tipo de interação predominante (LIU, 1997). O teste qui-quadrado de forma prática e eficiente tem sido explorado para teste de hipóteses padrões de segregação com base nos valores previstos e observados e o número de observações (SCHUSTER e CRUZ, 2004).

Teste de qui-quadrado (χ^2) para verificar a razão de segregação em todas as populações, com suas particularidades é dado por:

$$\chi^2 = \sum_{i=1}^n \left[\frac{(Obs_i - Esp_i)^2}{Esp_i} \right]$$

onde:

χ^2 é valor de qui-quadrado calculado;

Obs_i e Esp_i , são as frequências observadas e esperadas, para a i -ésima classe fenotípica ($i= 1, 2, \dots, n$), respectivamente.

A hipótese (H_0) de segregação específica para cada característica é analisada a nível α de probabilidade (usualmente $\alpha = 5\%$) representando o erro tipo 1. Se o valor de probabilidade calculado for inferior ao pré-estabelecido, a hipótese H_0 é rejeitada ou há evidencia de que a segregação não ocorre como esperado.

4. REFERÊNCIAS

ADAMS, M. W. Plant architecture and yield breeding. **Iowa State Journal of Research**, p. 225-254, 1982.

ALMEIDA, F. T.; MARINHO, C. S.; SOUZA, E. F.; GRIPPA, S. Expressão sexual do mamoeiro sob diferentes lâminas de irrigação na região norte fluminense. **Revista Brasileira de Fruticultura**, v. 25, n. 3, p. 383-385, 2003.

ALZATE-MARIN, A. L.; CERVIGNI, G. D. L.; MOREIRA, M. A.; BARROS, E. G. Seleção assistida por marcadores moleculares visando ao desenvolvimento de plantas resistentes a doenças, com ênfase em feijoeiro e soja. **Fitopatologia Brasileira**, v. 30, n. 4, p. 333-342, 2005.

AMARAL JÚNIOR, A. T.; THIEBAUT, J. T. L. **Análise multivariada na avaliação da diversidade em recursos genéticos**. Campos dos Goytacazes, UENF. 1999, 53p.

AMARAL JÚNIOR, A. T.; VIANA, A. P.; GONÇALVES, L. S. A.; BARSOSA, C. D. (2010). Procedimentos Multivariados em Recursos genéticos vegetais. In: Pereira, T. N. S. (ed.). **Germoplasma: Conservação, Manejo e Uso no Melhoramento de Plantas**. Viçosa, Mg: Arca. p. 205-254.

ANDREANI JÚNIOR, R. **Caracterização do sexo do mamoeiro (Carica papaya L.) através de marcadores moleculares e de microscopia eletrônica de varredura**. 1998, 65f. Tese (Doutorado), FCAV-UNASP, Jaboticabal, SP, 1998.

ARA, N.; MONIRUZZAMAN, M.; BEGUM, F.; MONIRUZZAMAN, M.; KHATOON, R. Genetic divergence analysis in papaya (*Carica papaya* L.) genotypes. **Bangladesh Journal Agricultural Research**, v. 41, n. 4, p. 647-656, 2016.

ARAÚJO FILHO, G. C.; PAZ, J. S.; CASTRO, F. A. **Produtor de mamão**. Fortaleza: Instituto Centro de Ensino Tecnológico, 2002. 72 p.

ARAUS, J. L.; SLAFER, G. A.; REYNOLDS, M. P.; ROYO, C. Physiology of Yield and Adaptation in Wheat and Barley Breeding. In: NGUYEN, H. T.; BLUM, A. **Physiology and Biotechnology Integration for Plant Breeding**. Universitat de Barcelona, Barcelona, 2004, cap 1, p. 1-50.

ARJENTA, G.; SILVA, P. R. F.; SANGOI, L. Arranjo de plantas em milho: análise de estado-da-arte. **Ciência Rural**, v. 31, n. 6, p. 1075-1084, 2001.

ARKLE JÚNIOR, T. D.; NAKASONE, H. Y. Floral differentiation in the hermaphroditic papaya. **HortScience**, v.19, n.6, p. 832-834, 1984.

AWADA, M. Effects of moisture on yield and sex expression of the papaya plants (*Carica papaya* L.). **Hawaii Agricultural Experiment Station Progress Notes**, v. 97, 1953.

AWADA, M.; IKEDA, W. S. Effects of water and nitrogen application on composition, growth, sugars in fruits, yield and sex expression of the papaya plants (*Carica papaya* L.). **Hawaii Agricultural Experiment Station**, v. 33, p. 3-16, 1957.

BADILLO, V. M. **Monografía de la familia Caricaceae**. Maracay, Venezuela: Editorial Nuestra América C. A., 1971.

BADILLO, V. M. Nota correctiva *Vasconcellea* St. Hil. y no *Vasconcella* (Caricaceae). **Ernstia**, v. 1, n. 1 p. 75-76, 2001.

BALDISSERA, J. N. C.; VALENTINI, G.; COAN, M. M. D.; GUIDOLIN, A. F.; COIMBRA, J. L. M. Fatores genéticos relacionados com a herança em populações de plantas autógamas. **Revista de Ciências Agroveterinárias**. v. 13, n. 2, p. 181-189, 2014.

BORÉM, A.; MIRANDA, G. V. **Melhoramento de Plantas**. 5º ed., Viçosa, MG, UFV, 2009. 529 p.

BRAUN, W. A. C. Sugestões para o melhoramento genético de mamão. **Agronomia**, v. 18, n. 4, p. 3-15, 1960.

CABRAL, P. D. S.; SOARES, T. C. B.; GONÇALVES, L. S. A.; AMARAL JÚNIOR, A. T.; LIMA, A. B. P.; RODRIGUES, R.; MATTA, F. P. Quantification of the diversity among common bean accessions using Ward-MLM strategy. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 45, n. 10, p. 1124-1132, 2010.

CAMARGO, C. E. O. Melhoramento do trigo. IX. Estudo genético de fontes de nanismo. **Bragantia**, v. 43, n. 2, p. 591-603, 1984.

CAMPOSTRINI, E.; LIMA, H. C.; OLIVEIRA, J. G.; MONNERART, P. H.; MARINHO, C. S. Teores de Ca e variáveis meteorológicas: relações com a mancha fisiológica do mamão no norte fluminense. **Bragantia**, v. 64, p. 601-613, 2005.

CARDOSO, D. L. **Análise dialélica para rendimento e qualidade de frutos do mamoeiro (*Carica papaya* L.)**. 2012. 96 f, Tese (Doutorado em Genética e

Melhoramento de Plantas) – Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro Campos dos Goytacazes, 2012.

CARDOSO, D. L.; SILVA, R. F.; PEREIRA, M. G.; VIANA, A. P.; ARÁUJO, E. F. Diversidade genética e parâmetros genéticos relacionados à qualidade fisiológica de sementes em germoplasma de mamoeiro. **Revista Ceres**, v. 56, n.5, p. 572-579, 2009.

CARVALHO, F. A.; RENNER, S. S. A dated phylogeny of the papaya Family (Caricaceae) reveals the crop's closet relative and the family's biogeographic history. **Molecular Phylogenetics and Evaluation**. v. 65, n. 1, p. 46-53, 2012.

CASSETARI, L. S.; GOMES, M. S.; SANTOS, D. C.; SANTIAGO, W. D.; ANDRADE, J.; GUIMARAES, A. C.; SOUZA, J. A.; CARDOSO, M. G.; MALUF, W. R.; GOMES, L. A. β -Carotene and chlorophyll levels in cultivars and breeding lines of lettuce. **Acta Horticulturae**, v. 1083, p. 469-474, 2015.

CASTELLEN, M. S.; LEDO, C. A. S.; OLIVEIRA, E. J.; MONTEIRO FILHO, L. S.; DANTAS, J. L. L. Caracterização de acessos do banco ativo de germoplasma de mamão por meio de análise multivariada. **Magistra**, v.19, n.4, p.299-303, 2007.

CATTANEO, L. F. **Avaliação da divergência genética e análise de gerações em mamoeiro (*Carica papaya* L.)**. Tese (Doutorado em Produção Vegetal)-Universidade Estadual Norte Fluminense, Campos de Goytacazes, 2001.

CÉCCOLI, G.; PANIGO, E. S.; GARIGLIO, N.; FAVARO, J. C.; BOUZO, C. A. Fruit yield and growth parameters of several *Carica papaya* L. genotypes in a temperate climate. **Revista Fca Uncuyo**, v. 45, n. 2, p. 299-310, 2013.

CEROVIC, R.; RIZIC, D.; MICIC, N. Viability of plum ovule at different temperatures. **Annual Applied Biology**, v. 137, p. 53-59, 2000.

CHANDRIKA, U. G.; JANSZ, E. R.; WICKRAMASINGHE, S. M. D. N.; Warnasuriya, N.D. Carotenoids in yellow-and red – fleshed papaya (*Carica papaya* L.). **Journal of the Science of Food and Agriculture**, v.83, p.1279-1282, 2003.

CHEN, M. H.; CHEN, C. C.; WANG, D. N.; CHEN, F. C. Somatic embryogenesis and plant regeneration from immature embryos of *Carica papaya* x *Carica cauliflora* cultured in vitro. **Canadian Journal of Botany**, v.69, n.9, p. 1913-1918, 1991.

COSTA, A. F. S.; DANTAS, J. L. L.; PEREIRA, M. G.; CATTANEO, M. F.; COSTA, A.N.; MOREIRA, S.O. Cultivo do mamoeiro: botânica, melhoramento e variedades. **Informe Agropecuário**, v.34, n.275, p.14-24, 2013.

COSTA, A. F. S.; PACOVA, B. E. V. Caracterização de cultivares, estratégias e perspectivas do melhoramento genético do mamoeiro. In: MARTINS, D.S.; COSTA, A.F.S. da, **A cultura do mamoeiro: tecnologia de produção**. Incaper: Vitória, ES, 2003. p. 59-102.

COSTA, F. R. **Estudos das relações genômicas em espécies de Caricaceae com base em marcadores citomoleculares**. 2008. 82 f. Tese (Doutorado em Genética e Melhoramento de Plantas) - Campos dos Goytacazes – RJ, Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro – UENF, 2008.

COUTO, F. A. D.; NACIF, S. R. Hibridação em mamão. In: BOREM, A. (ed.) **Hibridação artificial de plantas**. Viçosa, Editora UFV, 1999. p. 307-329.

CRUZ, C. D.; REGAZZI, A. J.; CARNEIRO, P. C. S. 2012. **Modelos biométricos aplicados ao melhoramento genético**. 4^a ed. Viçosa, UFV, 514p.

DAMASCENO JUNIOR, P. C.; COSTA, F. R.; PEREIRA, T. N. S.; FREITAS NETO, M.; PEREIRA, M. G. Karyotype determination in three Caricaceae species emphasizing the cultivated form (*C. papaya* L.). **Caryologia**, v. 62, p. 10-15, 2009a.

DAMASCENO JUNIOR, P. C.; PEREIRA, T. N. S.; PEREIRA, M. G.; SILVA, F. F.; SOUZA, M. M.; NICOLI, R. G. Preferential reproduction mode of hermaphrodite papaya plant (*Carica papaya* L.; Caricaceae). **Revista Brasileira de Fruticultura**, v. 31, p. 182-189, 2009b.

DAMASCENO JUNIOR, P. C.; PEREIRA, T. N. S.; PEREIRA, M. G.; SILVA, F. F. Conservação de grão de pólen de mamoeiro. **Revista Ceres**, v. 55, p. 433-438, 2008a.

DAMASCENO JUNIOR, P. C.; PEREIRA, T. N. S.; SILVA, F. F.; VIANA, A. P.; PEREIRA, M. G. Comportamento floral de híbridos de mamoeiro (*Carica papaya* L.) avaliados no verão e primavera. **Revista Ceres**, v. 55, p. 310-316, 2008b.

DANTAS, J. L. L.; CASTRO NETO, M. T. Aspectos botânicos e fisiológicos. In: TRINDADE, A.V. (Org.). **Mamão, produção**: aspectos técnicos. Brasília: Embrapa Comunicação para Transferência de Tecnologia, 2000. p.11-14.

DANTAS, J. L. L.; DANTAS, A. C. V. L.; LIMA, J. F. Mamoeiro, In: BRUCKNER, C. H. **Melhoramento de fruteiras tropicais**. UFV. Viçosa – MG. p.309-349, 2002.

DANTAS, J. L. L.; LUCENA, R. S.; BOAS, S. A. V. Avaliação agronômica de linhagens e híbridos de mamoeiro. **Revista Brasileira de Fruticultura**, v. 37, n. 1, p. 138-148, 2015.

DECRAENE, L. R.; SMETS, E. F. The floral development and anatomy of *Carica papaya* (Caricaceae). **Canadian Journal of Botany**, v. 77, p. 582-598, 1999.

DHALIWAL, T. S. Progress in papaya breeding in Puerto Rico. **Agricultural Experiment Station**, p. 22, 1966.

DINESH, M. R. Papaya breeding in India. **Acta Horticulturae**, n. 851, p. 69-75.

DREW, R. A.; MAGDALITA, P. M.; O'BRIEN, C. M. Development of *Carica* interspecific hybrids. **Acta Horticulturae**, v. 461, p. 285-292, 1998.

EL MOUSSAOUI, A.; NIJS, M.; PAUL, C.; WINTJENS, R.; VINCENTELLI, J.; AZARKAN, M.; LOOZE, Y. Revisiting the enzymes stored in the laticifers of *Carica papaya* in the context of their possible participation in the plant defence mechanism. **Cellular and Molecular Life Sciences**, n. 58, v. 4, p. 556–570, 2001.

FALCONER, D. S. **Introdução à genética quantitativa**. Trad. Silva, M. A. e Silva, J.C. Viçosa, MG: UFV. Impr. Univ. 1981. 279p.

FERREGUETTI, G. A. 2003. CALIMAN 01- O primeiro híbrido de mamão Formosa Brasileiro. *In*: MARTINS, D dos S. (eds). **Papaya Brasil: qualidade do mamão para mercado interno**. Vitoria, ES: Incaper, 2003. p. 211-218.

FERREIRA, J. P.; SCHMILDT, E. R.; AMARAL, J. A. T.; SCHMILDT, O.; NASCIMENTO, A. L. Enraizamento in vitro de clones de mamoeiro 'Tainung 01'. **Revista Ciência Agronômica**, v. 42, p. 563-566, 2011.

FOOD AND AGRICULTURE ORGANIZATION OF THE UNITED NATIONS – FAO.

The agricultural production. 2016. Disponível em: <<http://www.faostat.org>>.

Acesso em: 26 jul. 2018.

FRANCO, J.; CROSSA, J.; VILLASENÖR, J.; TABA, S.; EBERHART, S. A. Classifying genetic resources by categorical and continuous variables. **Crop Science**, v.38, p.1688-1696, 1998.

GALÁN, V. (2014). Frutales tropicales y subtropicales: Platanera, papaya y piña tropical. In: J. CUEVAS, J.J. HUESO, **La fruticultura del siglo XXI en España**, (Cajamar Caja Rural: Serie Agricultura10), p. 381-402.

GIACOMETTI, D. C.; FERREIRA, F. R. Melhoramento genético do mamão no Brasil e perspectivas. In: **SIMPÓSIO BRASILEIRO SOBRE A CULTURA DO MAMOEIRO**, 2., 1988, Jaboticabal, SP. Anais. Jaboticabal, SP: FCAV/UNESP, p. 377-387.

GIACOMETTI, D. C.; MUNDIM, L. B. **Melhoramento do mamão (Carica papaya L.)**. Belo Horizonte: Instituto Agrônomo de Minas Gerais, 1953, 32 p.

GOMES FILHO, A.; OLIVEIRA, J. G.; VIANA, A. P.; DAMASCENO JÚNIOR, P. C.; PEREIRA, M. G. Lâminas de irrigação e coberturas do solo sobre a incidência da mancha fisiológica e produtividade do mamão 'Golden'. **Ciência Rural**, v. 37, n. 6, p. 1.654-1.660, 2007.

GOMES FILHO, A.; OLIVEIRA, J. G.; VIANA, A. P.; DAMASCENO JÚNIOR, P. C.; PEREIRA, M. G. Validação do método das notas para quantificação da incidência da mancha fisiológica do mamão através do uso de imagens digitais. **Revista Brasileira de Fruticultura**, v. 28, n. 3, p. 365-368, 2006.

GONÇALVES, L. S. A.; RODRIGUES, R.; AMARAL JÚNIOR, A. T.; KARASAWA, M.; SUDRÉ, C. P. Heirloom tomato genebank: assessing divergence based on morphological, agronomic and molecular data using Ward-MLM. **Genetic and Molecular Research**, v.8, p.364-374, 2009.

GOWDA, D.C.S.; VASUGI, C.; DINESH, M. R. Genetic variability and correlation studies in intergeneric hybrid progênies of papaya. **International Journal of Current Microbiology and Applied Sciences**, v. 6, n. 10, p. 1459-1464, 2017.

GOWER, J. C. A general coeficiente of similarity and some of its properties. **Biometrics**, v. 27, p. 857-874, 1971.

GUNES, E.; GÜBBÜK, H. Growth, yield and fruit quality of three papaya cultivars grown under protected cultivation. **Fruits**, v. 67, n. 1, p. 23-29, 2012.

HAMILTON, R. A. Quantitative study of growth and fruiting in inbred and crossbred progênies from two solo papaya strains. **Hawaii Agricultural Experiment Station**, n. 20, p. 1-38, 1954.

HEDHLY, A. Sensitivity of flowering plant gametophytes to temperature fluctuations. **Environmental and Experimental Botany**, v. 74, p. 9-16, 2011.

HEDHLY, A., HORMAZA, J. I., HERRERO, M. The effect of temperature on stigma receptivity in sweet cherry (*Prunus avium* L.). **Plant Cell Environment**, v. 26, p. 1673-1680, 2003.

HEDHLY, A.; HORMAZA, J. I.; HERRERO, M. Global warming and plant sexual reproduction. **Trends in Plant Science**, v. 14, p. 30-36, 2008.

HOFMEYR, J. D. J. Genetical studies of *Carica papaya* L. **South African Journal of Science**, v. 35, p. 300-304, 1938.

HOROVITZ, S. Determinación del sexo en *Carica papaya* L., estructura hipotética de los cromossomas sexuales. **Agricultura Tropical**, v. 2, n. 4, p. 229-249, 1954.

IBGE. SIDRA. **Banco de dados agregados: culturas permanentes - Mamão**. 2015. Disponível em: <<https://sidra.ibge.gov.br/tabela/5457#resultado>> Acesso em: 23 de janeiro de 2018.

IBPGR – International Board for Plant Genetic Resources. **Descriptors for Papaya**, Roma, Italy. 1988. 31p.

IDE, C. D. **Melhoramento genético do mamoeiro (*Carica papaya* L.): parâmetros genéticos e capacidade combinatória em ensaios de competição de cultivares**. 2008. 141f. Tese (Doutorado em Genética e Melhoramento de Plantas) – Campos dos Goytacazes – RJ, Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro – UENF, 2008.

IDE, C. D.; PEREIRA, M. G.; VIANA, A. P.; PEREIRA, T. N. S. Use of testers for combining ability and selection of papaya hybrids. **Crop Breeding and Applied Biotechnology**, v. 9, n. 1, p. 60-66, 2009.

JACQUARD, A. Heritability: one word, three concepts. **Biometrics**, v. 39, n. 2, p. 465-477, 1983.

JESUS JÚNIOR, W. C.; CECÍLIO, R. A.; VALADARES JÚNIOR, R.; CARRARA, F.; MORAES, W. B.; ALVEZ, F. R.; NEVES, C. I. Aquecimento global e o potencial impacto na cultura e doenças do mamoeiro. In: MATINS, D. S.; COSTA, A. N.;

COSTA, A. F. S. **Papaya Brasil**: manejo, qualidade e mercado do mamão. Vitória – ES: Incaper, p. 84-100, 2007.

JUNGHANS, D. T.; ALFENAS, A. C. BROMMONSHENKEL, S. H.; ODA, S.; MELLO, E. J.; GRATTAPAGLIA, D. Resistence to rust (*Puccinia psidii* Winter) in *Eucalyptus* mode of inheritance and mapping of a major gene with RAPD markers. **Theoretical and Applied Genetics**, v. 108, p. 175-180, 2003.

KARUNAKARAN, G.; RAVISHANKAR, H.; DINESH, M. R. Genetical studies in papaya (*Carica papaya* L.). **Acta Horticulturae**, n. 851, p. 103-108, 2010.

KENGA, R.; TENKOUANO, A.; GUPTA, S. C.; ALABI, S. O. Genetic and phenotypic association between yield components in hybrid sorghum (*Sorghum bicolor* (L.) Moench) populations. **Euphytica**, v.150, p. 319-326, 2006.

KRAUSE, W.; VIANA, A. P.; CAVALGANTE, N. R.; AMBRÓSIO, M.; SANTOS, E. A.; VIEIRA, H. D. Digital phenotyping for quantification of genetic diversity in inbred guava (*Psidium guajava*) families. **Genetics and Molecular Research**, v. 16, n. 1, p. 1-11, 2017.

KUROSAWA, R. N. F.; AMARAL JUNIOR, A. T.; SILVA, F. H. L.; SANTOS, A.; VIVAS, M.; KAMPHORST, S. H.; PENA, G. F. Multivariate approach in popcorn genotypes using the Ward-MLM strategy: morpho-agronomic analysis and incidence of *Fusarium* spp. **Genetics and Molecular Research**, v. 16, n. 1, p. 1-12, 2018.

LIEB, V. M.; ESQUIVEL, P.; CASTILLO, E. C.; CARLE, R.; STEINGASS, C. B. GC-MS profiling, descriptive sensory analysis, and consumer acceptance of Costa Rican papaya (*Carica papaya* L.) fruit purees. **Food Chemistry**, v. 248, p. 238-246, 2018.

LIMA, J. F.; PEIXOTO. C. P.; LEDO, C. A. S. Índices fisiológicos e crescimento inicial de mamoeiro (*Carica papaya* L.) em casa de vegetação. **Ciência e Agrotecnologia**, v. 31, n. 5, p. 1358-1363, 2007.

LIU, B. H. **Statistical Genomics**: linkage mapping and QTL analys. Boca raton, Florida, USA: CRC Press, 1997, 610p.

LORENZI, H.; BACHER, L.; LACERDA, M.; SARTORI, S. **Frutas brasileiras e exóticas cultivadas**. São Paulo: Instituto Plantarum de Estudos da Flora LTDA, 2006.

LUZ, L. N.; PEREIRA, M. G.; BARROS, F. R.; BARROS, G. B; FERREGUETTI, G. A. Novos híbridos de mamoeiro avaliados nas condições de cultivo tradicional e no semiárido brasileiro. **Revista Brasileira de Fruticultura**, v. 37, n. 1, p. 159-171, 2015.

MANICA, I. **Fruticultura tropical**: 3. Mamão. São Paulo: Editora Agronômica Ceres, 1982. 276p.

MANICA, I.; MARTINS, D. S.; VENTURA, J. A. **Mamão**: Tecnologia de produção, pós-colheita, exportação, mercados. Porto Alegre: Cinco Continentes, 2006. 361p.

MARAME, F.; DESALEGNE, L.; FININSA, C.; SIGVALD, R. Genetic analysis for some plant and fruit traits, and its implication for a breeding program of hot pepper (*Capsicum annuum* var. *annuum* L.). **Hereditas**, n. 146, p. 131–140, 2009.

MARIN, S. L. D.; GOMES, J. A. Morfologia e biologia floral do mamoeiro. **Informe Agropecuário**, EPAMIG, n. 12, v. 134, p. 10-14, 1986.

MARIN, S. L. D.; GOMES, J. A.; SALGADO, J. S.; MARTINS, D. S.; FULLIN, E. A. **Recomendações para a cultura do mamoeiro dos grupos Solo e Formosa no Estado do Espírito Santo**. 4.ed. Vitória: EMCAPA, 1995. 57p. (Circular Técnica, 3).

MARIN, S. L. D.; MARTELLETO, L. A. P.; YAMANISHI, O. K.; VASCONCELLOS, M. A. S. Aliança Rb 001-4: Uma nova variedade de mamão Solo para a Região Norte do Estado do Espírito Santo. In: **V SIMPÓSIO DO PAPAYA BRASILEIRO**, 2011, Porto Seguro. Inovação e sustentabilidade, 2011.

MARIN, S. L. D.; PEREIRA, M. G.; AMARAL JUNIOR, A. T.; MARTELETTO, L. A. P.; IDE, C. D. Heterosis in papaya hybrids from partial diallel of. "Solo" and "Formosa" parents. **Crop Breeding and Applied Biotechnology**, v.6, n.1, p.24-29, 2006.

MARTELLETO, L. A. P.; RIBEIRO, R. L. D.; SUDO-MARTELLETO, M.; VASCONCELLOS, M. A. S.; PEREIRA, M. B. Expressão da esterilidade feminina e da carpeloidia em mamoeiro sob diferentes ambientes de cultivo protegido. **Revista Brasileira de Fruticultura**, v.33, n.4, p. 1185-1193, 2011.

MARTINS, D. S.; COSTA, A. F. S. **A cultura do mamoeiro: tecnologias de produção**. Vitória: Incaper, 2003. 497 p.

MEKANO, H. U.; NAKASONE, H. Y. Inheritance of eight characters in intra and interspecific crosses among five *Carica* species. **Journal of the American Society for Horticultural Science**, v. 101, n. 1, p. 14-19, 1976.

MING, R.; HOU, S.; FENG, Y.; YU, Q. DIONNE-LAPORTE, A.; et al. The draft genome of the transgenic tropical fruit tree papaya (*Carica papaya* Linnaeus). **Nature**, v. 452, p. 991-997, 2008.

MING, R.; YU, Q.; MOORE, P. H. Sex determination in papaya. **Seminars in Cell & Developmental Biology**, n. 3, v. 18, p. 401-408, 2007.

MINISTÉRIO DA AGRICULTURA, PECUÁRIA E ABASTECIMENTO – MAPA. **Cultivarweb gerenciamento de informação**. 2018. Disponível em: <http://sistemas.agricultura.gov.br/snpc/cultivarweb/cultivares_registradas.php>. Acesso em: 26 agost. 2018.

MOREIRA, G. R. 2006. **Herança da resistência por antixenose de *Lycopersicon pennellii* (LA 716) e *L. hirsutum* f. *typicum* (LA 1777) a tuta absoluta**. 101f.: Tese (Doutorado) – Universidade Federal de Viçosa, Viçosa – Minas Gerais.

MOREIRA, R. F. C.; AFONSO, S. D. J.; LEDO, C. A. S.; SILVA, S. A.; CONCEIÇÃO, A. L. S.; PEREIRA, E. C. C.; LINGE, C. S. Agro-morphological diversity in yam genotypes from Recôncavo of Bahia, Brazil. **African Journal of Agricultural Research**, v. 12, n. 24, p. 2070-2077, 2017.

NAKASONE, H. Y. Melhoramento de mamão no Havaí. In: **SIMPÓSIO BRASILEIRO SOBRE A CULTURA DO MAMOEIRO**, 1. Jaboticabal, SP, 1980. Anais. Jaboticabal –SP: FCAV/UNESP, p. 275-287.

NAKASONE, H. Y. Produção de mamão nos trópicos e subtrópicos. In: RUGGIERO, C. (ed.) **Mamão**. Jaboticabal: FCAV-UNESP, 1988. p. 19–42.

NAKASONE, H. Y.; CROZIER JUNIOR, J. A.; IKEHARA, D. K. Evaluation of 'Waimanalo', a new papaya strain. **Hawaii Agricultural Experiment Station**, v. 79, p. 1-12, 1972.

NAKASONE, H. Y.; STOREY, W. B. Studies on the inheritance of fruiting height *Carica papaya* L. **Proceedings of the American Society for Horticultural Science**, v. 66, p. 168-182, 1955.

NASCIMENTO, A. L.; NASCIMENTO, A. L.; SANTOS, K. T. H.; MALIKOUSKI, R. G.; SCHMILDT, O.; ALEXANDRE, R. S.; CZEPAK, M. P.; CATTANEO, L. F.; FERREGUETTI, G. A.; AMARAL, J. A. T.; SCHMILDT, E. R. Obtaining and evaluating new hybrids of papaya tree. **Journal of Agricultural Science**, v. 10, p. 146-155, 2018a.

NASCIMENTO, A. L.; NASCIMENTO, A. L.; SCHMILDT, O.; SANTOS, K. T. H.; MALIKOUSKI, R. G.; ALEXANDRE, R. S.; CATTANEO, L. F.; AMARAL, J. A. T.; CZEPAK, M. P.; FERREGUETTI, G. A.; SCHMILDT, E. R. Evaluation of new papaya hybrids. **African Journal of Agricultural Research**, v. 13, p. 1283-1290, 2018b.

NIKLAS, K. J.; MARLER, T. E. *Carica papaya* (Caricaceae): A case study into the effects of domestication on plant vegetative growth and reproduction. **American Journal of Botany**, v. 94, p. 999-1002, 2007.

OCAMPO, J.; D'EECKENBRUGGE, G. C.; BRUYÈRE, S.; BELLAIRE, L. L.; OLLITRAULT, P. Organization of morphological and genetic diversity of Caribbean and Venezuelan papaya germplasm. **Fruits**, v. 61, p. 25-37, 2006.

OLIVEIRA, A. M. G.; FARIAS, A. R. N.; SANTOS FILHO, H. P.; OLIVEIRA, J. R. P. **Mamão para exportação: Aspectos técnicos de produção**. FRUPEX. EMBRAPA – SPI. Brasília, DF. 1994. 52p.

OLIVEIRA, E. J.; LIMA, D. S.; LUCENA, R. S.; MOTTA, T. B. N.; DANTAS, J. L. L. Correlações genéticas e análise de trilha para número de frutos comerciais por

planta em mamoeiro. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 45, n. 8, p. 855-862, 2010.

OLIVEIRA, J. G.; VITORIA, A. P. Papaya: nutritional and pharmacological characterization, and quality loss due to physiological disorders. An overview. **Food Research International**, v. 44, p. 1306-1313, 2011.

OLIVEIRA, R. S.; SILVA, S. A.; BRASILEIRO, B. P.; MEDEIROS, E. P.; ANJOS, E. V. A. Genetic divergence on castor bean using the Ward-mlm strategy. **Revista Ciência Agronômica**, v. 44, n. 3, p. 564-570, 2013.

OLKIN, I.; TATE, R. F. Multivariate correlation models with mixed discrete and continuous variables. Ann. **Mathematical Statistics**. v. 32, p. 448-465, 1961.

ORTIZ, R.; CROSSA, J.; FRANCO, J.; SEVILLA, R.; BURGUEÑO, J. Classification of Peruvian highland maize races using plant traits. **Genetic Resources and Crop Evolution**, v.55, n.1, p.151-162, 2008.

PASTOR, M. C.; RODRIGUES, M. G. L.; SÁNCHEZ, C. L. Comportamiento de los cultivares de papaya Sunset, Sunrise y de genótipos Baixinho de Santa Amália y BH-65 em la zona sur de la isla de Tenerife. **Revista Brasileira de Fruticultura**, v. 32, p. 1105-1115, 2010.

PEREIRA, M. G.; PEREIRA, T. N. S. Marcadores moleculares no pré melhoramento de plantas. In: BORÉM, A. E.; CAIXETA, E. T. **Marcadores moleculares**. Viçosa: UFV, 2006. p. 85-106.

PINILLOS, V.; LÓPEZ, A.; SALINAS, I.; HUESO, J. J.; CUEVAS, J. Effects of stage of haverst maturity and season on fruit quality of papaya cultivated in southeast Spain. **Acta Horticulturae**, v. 1194, p. 143-148, 2018.

PINTO, F. O.; PEREIRA, M. G.; LUZ, L. N.; CARDOSO, D. L.; RAMOS, H. C. C.; MACEDO, C. M. P. Use of microsatellite markers in molecular analysis of segregating populations of papaya (*Carica papaya* L.) derived from backcrossing. **Genetic and Molecular Research**, n. 12, p. 2248-2259, 2013a

PINTO, F. O.; RAMOS, H. C. C.; CARDOSO, D. L.; LUZ, L. N.; PEREIRA, M. G. Development of papaya genotypes (*Carica papaya* L.) tolerant to skin freckles. **Revista Brasileira de Fruticultura**, v. 35, p. 1101-1115, 2013b.

POMPER, K. W.; LAYNE, D. R.; PETERSON, R. N.; WOLFE, D. The pawpaw regional variety trial: background and early data. **HortTechnology**, v. 13, p. 412-418, 2003.

QIGYI, Y.; STEIGER, D.; KRAMER, E. M.; MORE, P. H.; MING, R. Floral MADS-box Genes in Trioecious Papaya: Characterization of AG and AP1 Subfamily Genes Revealed a Sex-type-specific Gene. **Tropical Plant Biology**, v. 1, p. 97-107, 2008.

QUINTAL, S. S. R.; VIANA, A. P.; GONÇALVES, L. S. A.; PEREIRA, M. G.; AMARAL JUNIOR, A. T. Divergência genética entre acessos de mamoeiro por meio de variáveis morfoagronômicas. **Semina: Ciências Agrárias**, v. 33, n. 1, p. 131-142, 2012.

RAM, M.; SRIVASTAVA, S. Mutagenesis in papaya. In: **Proc. Papaya and Papain Production Seminar**. Cimbatore, Índia, 1984, p. 26-27.

RAMALHO, M. A. P.; SANTOS, J. B.; PINTO, C. A. B. P. **Genética quantitativa em plantas autógamas**: aplicações ao melhoramento do feijoeiro. Goiânia: UFG. 1993, 271p.

RAMOS, H. C. C.; PEREIRA, M. G.; SILVA, F. F.; GONÇALVES, L. S. A.; PINTO, F. O.; SOUZA FILHO, G. A.; PEREIRA, T. N. Genetic characterization of papaya plants (*Carica papaya* L.) derived from the first backcross generation. **Genetics and Molecular Research**, v. 10, n. 1, p. 393-403, 2011.

REETZ, E. R.; KIST, B. B.; SANTOS, C. E.; CARVALHO, C.; DRUM, M. **Anuário Brasileiro da Fruticultura 2014**. Santa Cruz do Sul: Editora Gazeta Santa Cruz, 2015. 104p.

REIS, E.F. **Ganhos preditos e realizados, por diferentes estratégias de seleção, em populações de soja (*Glycine max* (L.) Merrill)**. Viçosa, 2000. 120p. Tese (D.S.) - Universidade Federal de Viçosa.

RUGGIERO, C.; DURIGAN, J. F.; NATALE, W.; OLIVEIRA, C. A. L. de; BENASSI, A. C. Mamão. In: DONADIO, L.C. (Org.). **História da fruticultura paulista**. Jaboticabal: Sociedade Brasileira de Fruticultura, 2010. p. 210-234.

RUGGIERO, C.; MARIN, S. L. D.; DURIGAN, J. F. Mamão, uma história de sucesso. **Revista Brasileira de Fruticultura**, v.33, n.1, p.76-82, 2011.

RUTGER, J. N.; PETERSON, M. L. Improved short stature rice. **California Agriculture**, v. 30, p. 4-6, 1976.

SALINAS, I.; HUESO, J. J.; SCHMILDT, E. R.; SCHMILDT, O.; CUERVAS, J. Comparación de los sistemas productivos de la papaya em España y Brasil. **Cultivos**, 2017a.

SALINAS, I.; HUESO, J.J.; SCHMILDT, E.R.; SCHMILDT, O.; CUEVAS, J. Comparación de los sistemas productivos de la papaya en España y Brasil. **Vida Rural**, p. 18-24, 2017b.

SALINAS, I.; SALEHI, M.; HUESO, J. J.; CUEVAS, J. Assessment of two sex-determining procedures in 'BH-65' papaya from an economical and developmental point of view. **Fruits**, v. 73, n. 3, p. 184-190, 2018.

SCHMILDT, E. R.; AMARAL, J. A. T.; SCHMILDT, O.; COELHO, R. I.; RABELLO, W. S.; MARTINS FILHO, S. Resposta rizogênica *in vitro* de ápices caulinares de mamoeiro 'Tainung 01' em diferentes tempos de permanência em meios de indução e regeneração. **Acta Scientiarum. Agronomy (Impresso)**, v. 31, p. 695-700, 2009.

SCHMILDT, E. R.; AMARAL, J. A. T.; SCHMILDT, O.; COELHO, R. I.; RABELLO, W. S.; MARTINS FILHO, S. Níveis de ácido indol butírico (AIB) no enraizamento in vitro de microestacas de mamoeiro 'Tainung 01'. **Acta Scientiarum. Agronomy (Impresso)**, v. 32, p. 125-129, 2010.

SCHMILDT, E. R.; CRUZ, C. D.; AMARAL, J. A. T.; CAVATTE, P. C.; NASCIMENTO, A. L. Delineamento genético: análise de gerações. In: FERREIRA, A.; PARTELLI, F. L.; AMARAL, J. A. T.; DALVI, L. P.; CALDEIRA, M. V. W.; COELHO, R. I. **Tópicos especiais em genética e melhoramento**. Visconde do Rio Branco: Suprema, 2016a. p. 115-129.

SCHMILDT, O.; CAMPOSTRINI, E.; SCHMILDT, E. R.; NETTO, A. T.; PEÇANHA, A. L.; FERRAZ, T. M.; FERREGUETTI, G. A.; ALEXANDRE, R. S.; GONZALEZ, J. C. Effects of indol butyric acid concentration on propagation from cutting of papaya cultivars 'Golden' and 'Uenf/Caliman 01'. **Fruits (Paris. Imprimé)**, v. 71, p. 27-33, 2016b.

SCHUSTER, I.; CRUZ, C. D. **Estatística genômica aplicada a população derivadas de cruzamentos**. Viçosa, MG. Editora UFV, 2004. 585p.

SERRANO, L. A. L.; CATANNEO, L. F. O cultivo do mamoeiro no Brasil. **Revista Brasileira de Fruticultura**, v. 32, n. 3, p. 675-695, 2010.

SILVA, C. A.; NASCIMENTO, A. L.; FERREIRA, J. P.; SCHMILDT, O.; MALIKOUSKI, R. G.; ALEXANDRE, R. S.; FERREGUETTI, G. A.; SCHMILDT, E. R. Genetic diversity among papaya accessions. **African Journal of Agricultural Research**, v. 12, p. 2041-2048, 2017.

SILVA, F. F. **Abordagem clássica e molecular do melhoramento genético do mamoeiro (*Carica papaya* L.)**. 2006. 146f. Tese (Doutorado em Produção Vegetal) - Universidade Estadual Norte Fluminense, Campos de Goytacazes, 2006.

SILVA, M. M.; BROETTO, S. G.; VALBÃO, S. C.; COSTA, A. F. S.; SILVA, D. M. Características vegetativas e de frutos de mamoeiros obtidos por seleção massal. **Semina: Ciências Agrárias**, v. 31, n. 1, p. 29-38, 2010.

SILVA, R. N. O.; BURLE, M. L.; PÁDUA, J. G.; LOPES, A. C. A.; GOMES, R. L. F.; CASTILLO, J. M. Phenotypic diversity in lima bean landraces cultivated in Brazil, using the Ward-MLM strategy, **Chilean Journal of Agricultural Research**, v. 77, n. 1, p. 35-40, 2017.

SILVA, S.; TASSARA, H. **Frutas do Brasil**, Empresa das Artes, São Paulo, SP. 1996. 230p.

SING, R. N. Prospects of papaya (*Carica papaya* L.) breeding in India. **Indian Journal of Horticulture**, v. 10, p. 32-36, 1953.

SINGH, K.; RAM, M.; KUMAR, A. Forty year of papaya research at Pusa, Bihar, India. **Acta Horticulturae**, n. 851, p. 81-88, 2010.

SINGH, R. N.; MAJUMDAR, P. K.; SHARMA, D. K. Seasonal variation in the sex expression of papaya. **Indian Journal Agricultural Science**, v. 33, p. 261-267, 1963.

SINGH, R. P.; SINGH, S. Estimation of genetic parameters through generation mean analysis in bread wheat. **Indian Journal of Genetics and Plant Breeding**, v. 52, p. 369-375, 1992.

SIPPEL, A. D.; CAASSENS, N. J. F.; HOLTZHAUSEN, I. C. Floral Differentiation and development in *Carica papaya* 'Sunrise Solo'. **Scientia Horticulturae**, v. 40, p. 43, 1989.

STOREY, W. B. Genetics of the papaya. **Journal of Heredity**, v. 44, p. 70-78, 1953.

STOREY, W. B. **The botany and sex relationship of the papaya**. Honolulu: Hawaii Agricultural Experiment Station. Papaya production in the Hawaii Island, 1941. 87p.

STOREY, W. B. The primary flower types of papaya and the fruit types that develop from them. **Proceedings of the American Society for Horticultural Science**, v. 35, p. 83-85, 1938.

VAN DROOGENBROECK, B.; BREYNE, P.; GOTGHEBEUR, P.; ROMEIJNPEETERS, E.; KYNDT, T.; GHEYSEN, G. AFLP analysis of genetic relationships among papaya and its wild relatives (Caricaceae) from Ecuador. **Theoretical and Applied Genetics**, v. 105, p. 289-297, 2002.

VAN DROOGENBROECK, B.; KYNDT, T.; MAERTENS, I.; ROMEIJN PEETERS, E.; SCHELDEMAN, X.; ROMERO-MOTOCHI, J.; VAN DAMME, P.; GOETGHEBEUR, E.; GHEYSEN, G. Phylogenetic analysis of the highland papayas (*Vasconcellea*) and allied genera (Caricaceae) using PCR-RFLP. **Theoretical and Applied Genetics**, v. 108, p. 1473-1486, 2004.

VIJAYALAKSHMI, S.; YADAV, K.; KUSHWAHA, C.; SARODE, S. B.; SRIVASTAVA, C. P.; CHAND, R.; SINGH, B. D. Identification of RAPD markers linked to the rust (*Uromyces fabae*) resistance gene in pea (*Pisum sativum*). **Eufhytica**, v. 144, p. 265-274, 2005.

VIVAS, M.; SILVEIRA, S. F.; PEREIRA, M. G.; CARDOSO, D. L.; FERREGUETTI, G. A. Análise dialélica em mamoeiro para resistência a mancha-de-phoma. **Ciência Rural**, v. 43, n. 6, p. 945-950, 2013.

WARD JUNIOR, J. H. Hierarchical grouping to optimize na objective function. **Journal of the American Statistical Association**, v. 58, p. 236-244, 1963.

YANTHAN, J. L.; VASUGI, C.; DINESH, M. R.; REDDY, M. K.; DAS, R. Evaluation of F6 intergeneric population of papaya (*Carica papaya* L.) for resistance to Papaya Ring Spot Virus (PRSV). **International Journal of Current Microbiology and Applied Sciences**, v. 6, n. 5, p. 289-298, 2017.

ZINN, K. E.; TUNC-OZDEMIR, M.; HARPER, J. M. F. Temperature stress and plant sexual reproduction: uncovering the weakest links. **Journal of Experimental Botany**, v. 61, p. 1959-1968, 2010.

CAPÍTULO I

Genetic diversity of segregating *Carica papaya* L. genotypes using the Ward-MLM strategy

**Nas normas da revista "Genetic and Molecular Research".*

A.L. Nascimento¹, O. Schmildt², G.A. Ferreguetti³, W. Krause⁴, E.R. Schmildt², P.C. Cavatte¹ and J.A.T. Amaral¹

¹Programa de Pós-Graduação em Genética e Melhoramento da Universidade Federal do Espírito Santo, Alto Universitário, s/n, CEP 29.500-000, Alegre, ES, Brasil.

²Departamento de Ciências Agrárias e Biológicas da Universidade Federal do Espírito Santo, Rodovia BR 101 Norte, km 60, Bairro Litorâneo, CEP: 29.932-540, São Mateus, ES, Brasil.

³Caliman Agrícola S/A, Rodovia BR 101, km 111, Caixa Postal 52, CEP: 29.900-970, Linhares, ES, Brasil.

⁴Programa de Pós-graduação em Genética e Melhoramento de Plantas, Universidade do Estado de Mato Grosso, Tangará da Serra, Mato Grosso, Brasil

ABSTRACT: Progenies from crosses between distinct accessions are potentially exploitable sources of genetic variability, through either evaluation or selection of segregants to obtain promising genotypes. Successful selection can be achieved based on a significant number of descriptors simultaneously evaluated. Multivariate methods are used initially fulfilling two prerequisites: the estimation of similarity (or dissimilarity) measures between the parents and the use of a clustering technique for group formation. The multivariate method using Ward - Modified Location Model (MLM) allows the determination of the number of groups and their means with high precision favoring the use of all information on the genotypes. The aim of this study was to quantify the genetic diversity in a segregating F₂ population of papaya consisting of 92 plants based on morph agronomic descriptors, using the Ward-MLM strategy. The method in study clustered the 92 plants into three groups, with the most promising genotypes for selection of plant architecture clustered into group I, and the descriptors that contribute the most to the genetic diversity being fruit length, petiole length, first fruit insertion height and fruit mass.

Keywords: BLUP/REML; Genetic value; Multivariate method

1. INTRODUCTION

The world papaya production reached 12.5 million tons in 2013 and the main papaya producing countries were India, Brazil, Indonesia, Nigeria, and Mexico. The crop has *gained* prominence in Brazil because it adapts perfectly to the edaphoclimatic conditions. In 2015, papaya cultivation comprised an area of approximately 30,445 hectares, mainly in the states of Bahia, Espírito Santo, Rio Grande do Norte and Minas Gerais (FAO, 2015, IBGE, 2015).

In 2014, Brazilian papaya export grew 17.9% in tons when compared to the previous year, and Espírito Santo was the largest exporter and the second largest producer (MDIC, 2015). One of the main obstacles to the growth of the crop is the small number of cultivars currently cultivated, which generates uniformity in the plantations and, consequently, lower genetic variability. Within the "Solo" group, the cultivars 'Golden' and 'Golden THB' are currently grown for export and 'Sunrise Solo' for the domestic market (Serrano and Catanneo, 2010; Ruggiero et al., 2011).

To increase variability in papaya, the genetic diversity of germplasm banks such as Caliman Agrícola has been studied (Barbosa et al., 2011, Silva et al., 2017). The information on diversity will facilitate the selection and development of segregating progenies (Jesus et al., 2013, Pinto et al., 2013) and hence of new cultivars and/or hybrids for farmers (Silva et al., 2008; Ramos et al., 2011).

In a study with papaya, great variability has been found from generations F₂ to F₄, maximizing potentials to selection (Karunakaran et al., 2010). Progenies from crosses between distinct accessions are potentially exploitable sources of genetic variability, through either evaluation or selection of segregants to obtain promising genotypes. Successful selection can be achieved based on a significant number of variables simultaneously evaluated. Multivariate methods for grouping elements are selected by researchers initially fulfilling two prerequisites: the estimation of similarity (or dissimilarity) measures between the parents and the use of a grouping technique for group formation (Loarce et al. Al., 1996, Cruz et al., 2014).

The multivariate method using the Ward - Modified Location Model (MLM), which was proposed by Franco et al. (1998), is a strategy to measure variability, so that quantitative and qualitative descriptors can be used simultaneously. This strategy allows the determination of the number of groups and their means with high precision favoring the use of all the information on the genotypes (Crossa and Franco, 2004; Amaral Júnior et al., 2010).

Studies have used the MLM strategy with some crops such as coffee (Rodrigues et al., 2006), corn (Ortiz et al., 2008), tomato (Gonçalves et al., 2009), guava (Campos et al., 2013), and castor bean (Oliveira et al., 2013). Studies using the MLM strategy in papaya are still unknown.

The objective of this study was to quantify the genetic diversity in a segregating F_2 population of papaya consisting of 92 plants based on morph agronomic descriptors, using the Ward-MLM strategy.

2. MATERIAL AND METHODS

The F_2 population evaluated in this study was obtained from the self-fertilization of F_1 plants derived from the controlled crossing of the contrasting lines 'Baixinho de Santa Amália' (BSA) and 'Golden Pecíolo Curto' (short petiole) (GPC), belonging to the "Solo" group. These are genotypes derived from potentially endogamous species, from the Caliman Agrícola SA germplasm bank, maintained in more than eight consecutive self-fertilizations. BSA was selected from germinal mutation, in a commercial plantation of cultivar 'Improved Sunrise Solo' in the State of Espírito Santo, in 1986, and its main characteristic is the low height (Cattaneo, 2001). GPC plants are tall, with small leaves and short leaf petiole (Silva et al., 2017).

The experiment was carried out at Santa Teresinha Farm belonging to Caliman Agrícola SA, in the municipality of Linhares, Espírito Santo ($19^\circ 11' 49''$ S; $40^\circ 05' 52''$ W; 30 m altitude), between February 2012 and December 2014 (Figures 1 and 2). The climate of the region is type AWi (tropical humid), with rainy summer and dry winter.

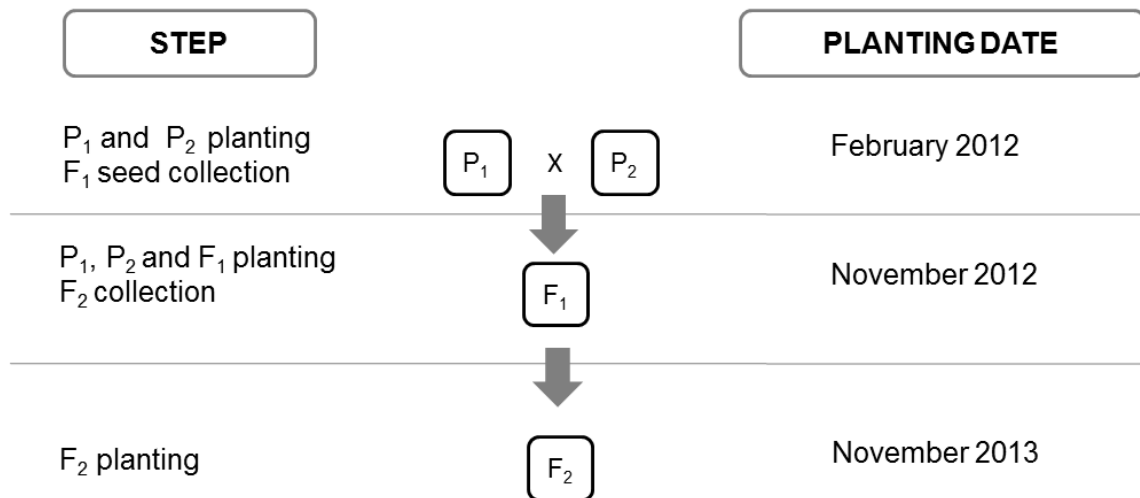


Figure 1. Planting schedule and seed collection of the study generations from the cross 'Baixinho de Santa Amália' x 'Golden Pecíolo Curto'.

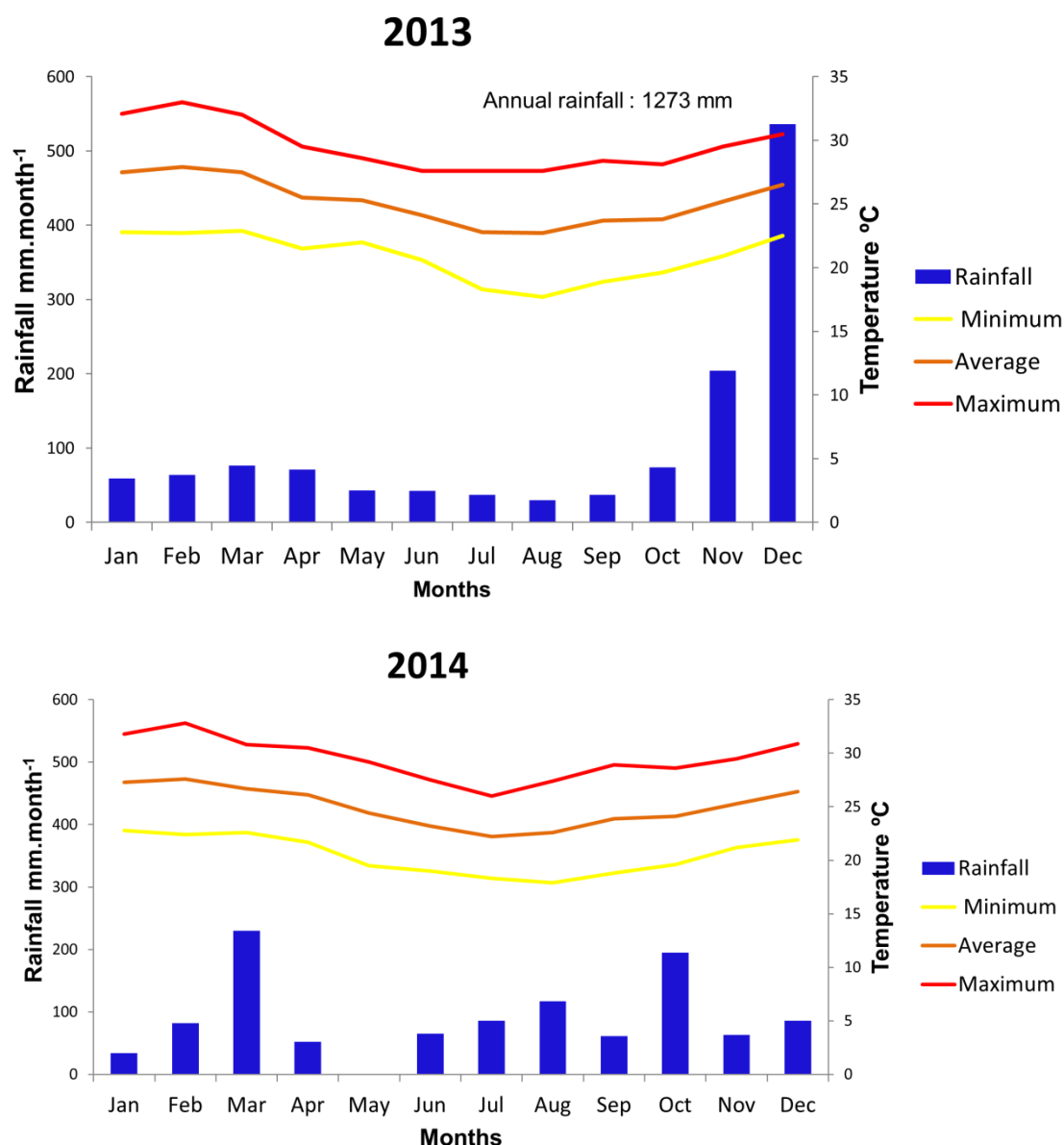


Figure 2. Meteorological data of the experimental area for 2013 and 2014. Source: Caliman Agrícola S/A (2016).

The first planting with the parents was carried out in February 2012. After eight months, GPC was used as a pollen donor for BSA to generate the F_1 population. F_1 seeds were sown in November 2012 together with the parents to generate the F_2 population and replenish F_1 , P_1 and P_2 seeds. F_2 was obtained by self-fertilization of F_1 plants and taken to field in November 2013, where all 92 hermaphrodite plants were evaluated.

F_1 hermaphrodite plants performed natural self-pollination. The flowers were selected, marked and bagged (paper bags) before the anthesis. The population was obtained in the field, taking every care to guarantee safety and reliability of the work.

The experiment was carried out with one hermaphrodite plant per hole planted at between-row spacing of 3.6 m and in-row spacing of 1.5 m, following cultural practices recommended for the crop (Costa and Costa, 2013).

Phenotypic evaluations on all hermaphrodite plants of the F₂ generation were taken at 10 months after planting, and the following descriptors were measured: stem diameter (SD) at 20 cm above the ground level, using a pachymeter; plant height (PH) from the ground level (from the root collar) to the insertion point of the newest leaf, using a measuring tape; first fruit insertion height (FFIH) from the ground level to the peduncle of the first fruit, using a measuring tape; petiole length (PL) in 3 leaves fully developed at the middle height of each plant, using a measuring tape; leaf length (LL) from the base of the midrib to its tip, in the median lobe, using a measuring tape; maximum leaf width (MLW), measuring the largest width on the same leaves used to measure PL, using a measuring tape; total number of fruits (TNF), counting of all fruits on the plant; fruit mass (FM) of three fruits per plant at maturation stage I (Fugatte et al., 2010), using a precision scale to three decimal places (expressed as grams); fruit length (FL) and fruit diameter at the midpoint of the fruit (FD), both using a pachymeter; greatest thickness of fruit pulp (GTP) and smallest thickness of fruit pulp (STP) taken after cutting the fruit horizontally in the equatorial region, using a ruler; soluble solids (SS) by direct reading in digital refractometer and expressed as °Brix; internal fruit firmness (FIRM) measured by cutting the fruit horizontally in two halves and measuring the resistance of the pulp at three equidistant points using a penetrometer (Instrutherm, model PTR-100) with a 7.9 mm diameter tip and expressed as kg cm⁻²; estimated production of first year (PROD) in kilogram per plant estimated for the first year based on number of fruits and mass per fruit. The morphological descriptors SD, PH, FFIH, PL, LL, MLW, FL, FD, GTP, and STP were expressed as centimeters.

Statistical significance was examined by the F-test, and the descriptors were evaluated simultaneously by the Ward-MLM strategy (Franco et al., 1998). The clusters were obtained using the distance matrix and the pseudo-F and pseudo-t² criteria, defining the optimal number of groups based on the set of descriptors studied. With the optimum number of groups defined, the hierarchical classification was performed, providing the parameters to implement the final step of the MLM model (Crossa; Franco, 2004). The difference between groups and the correlation between the variables and the canonical variable were assessed graphically using the Candisc procedure in the SAS version 9.1.3 (SAS, 2003).

3. RESULTS AND DISCUSSION

In this study, the quantification of the genetic diversity in the F₂ population (Figure 3) using the Ward - MLM strategy for the 15 quantitative descriptors evaluated in the 92 genotypes allowed the formation of three groups, which was optimal for the genotypes studied, showing an increment of 38.94 (Table 1).

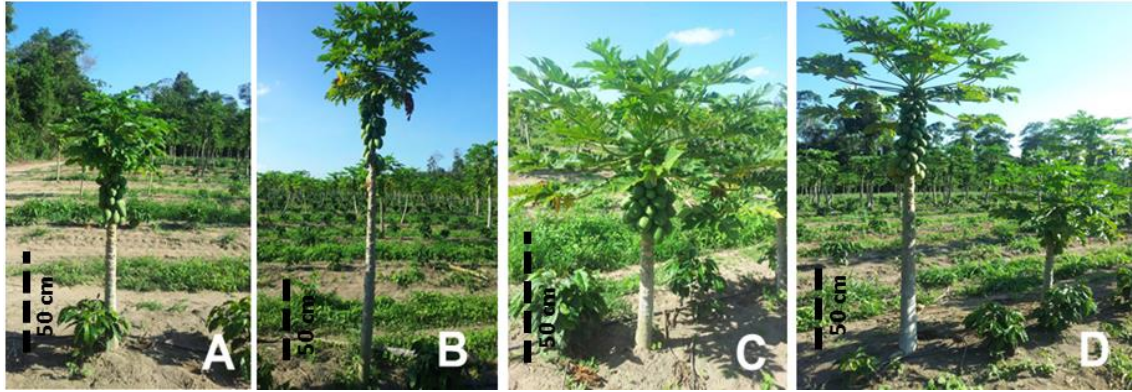


Figure 3. Variability in the F₂ papaya population from the cross of 'Baixinho de Santa Amália' and 'Golden Pecíolo Curto', at 300 days after planting.

A - Intermediate plant height and short petiole;

B - Tall plant height with short petiole;

C - Short plant height with long petiole;

D - Short and tall plant heights with long petiole.

Table 1. Mean and standard deviation of the descriptors for each of the three groups formed by the Ward-MLM strategy of 92 genotypes in the F₂ papaya population

Descriptors	Groups			Mean and standard deviation
	I (47)	II (27)	III (18)	
SD	9.83±1.10	9.83±1.51	11.78±0.94	10.21±1.42
PH	170.30±47.60	186.19±23.81	216.17±25.47	183.93±41.61
FFIH	61.90±17.97	90.00±16.80	85.28±13.59	74.72±21.32
PL	39.45±8.18	54.54±7.93	66.22±3.95	49.11±13.02
LL	26.11±3.47	29.52±3.23	33.46±1.48	28.55±4.20
MLW	38.53±5.44	43.67±4.62	51.53±3.01	42.58±6.88
TNF	56.02±14.36	36.70±11.70	66.39±11.70	52.38±16.96
FM	305.86±60.81	380.14±45.74	428.33±88.32	351.62±80.07
FL	11.15±0.71	12.67±0.54	12.50±0.84	11.86±1.00
FD	7.55±0.59	8.00±0.44	8.42±0.65	7.85±0.65
GTP	2.24±0.22	2.42±0.13	2.53±0.17	2.35±0.22
STP	1.54±0.16	1.68±0.13	1.73±0.19	1.62±0.17
SS	10.88±0.93	11.87±0.74	11.99±0.88	11.39±1.00
FIRM	11.47±0.70	11.58±0.63	11.58±0.55	11.52±0.65
PROD	17.12±5.33	13.89±4.47	28.16±6.87	18.33±7.39

SD - stem diameter (cm); PH - plant height (cm); FFIH - first fruit insertion height (cm); PL - petiole length (cm); LL - leaf length (cm); MLW – maximum leaf width (cm); TNF - total number of fruits (unit); FM - fruit mass (g); FL - fruit length (cm); FD - fruit diameter at the midpoint of the fruit (cm); GTP - greatest thickness of fruit pulp (cm); STP - smallest thickness of fruit pulp (cm); SS - total soluble solids (°Brix); FIRM - internal fruit firmness (kg cm⁻²); PROD - estimated production of first year (kg.plant⁻¹).

The Ward-MLM strategy defines the optimal group number through the logarithmic function of Log-Likelihood probability following the criteria of pseudo-t², pseudo-F, and the *logarithmic function of verisimilitude* (Institute SAS, 2000).

Risk profile graphs have been used to verify the number of groups, and the point of maximum growth has been defined for the optimal number of groups that may vary with the species, number of accessions, or number and types of descriptors evaluated (Gonçalves et al. al., 2009).

Group III consists of 18 genotypes with the highest values for most of the descriptors in the study: SD, PH, PL, LL, MLW, TNF, FM, FL, GTP, STP, SS and PROD. Fraife Filho et al. (2001) and Silva et al. (2007) reported that plants with the greatest stem diameters are more productive, and the selection of tall plants, with larger fruits and more productive, is possible. Thus, crosses of the best genotypes of group III and those of group I and II can be performed for better exploitation of heterosis.

Group I is formed by 47 genotypes with the lowest means for the descriptors PH, FFIH, PL, LL, MLW, FM, FL, FD, GTP and STP. This group can be exploited through the selection of genotypes with the lowest means for PH, FFIH, PL, LL and MLW, which are descriptors determining plant architecture. These descriptors favor the selection of potential genotypes for protected environments because their smaller architecture phenotype facilitates harvesting, and with lower values of PL, LL and MLW, the planting density is a strategy to be exploited. It is possible to select plants in group I with higher values of PH and lower PL, LL and MLW that can be effective to obtain cultivars to increase conventional plant density.

Group I showed low FFIH with mean of 61.90 cm, a considerable value when compared with the other groups. Therefore, it is possible for the genotypes of group I to compensate for the lower values found for PROD, since the reduction in the insertion height of the first fruit favors a longer harvest period resulting in a longer production cycle (Dantas and Lima, 2001; Lim and Hawa, 2007).

The 27 genotypes of group II have intermediate values for almost all the descriptors studied, except for TNF and PROD, with the lowest values. However, selection in group II can be efficient for plant architecture by selecting intermediate genotypes for PH, PL, MLW and LL, or even exploitation of heterosis by crossing its genotypes with group III, aiming to increase productivity in response to plant architecture.

The fruit descriptors FM, FL, FD, GTP, STP, SS and FIRM in the three groups classify the 92 genotypes as belonging to the "Solo" group, with fruits weighing 300 to 650 grams. Considering these results, efficient selections for fruit weight within the "Solo" group can be performed, as well as crosses aiming at heterosis exploitation, with group III formed by genotypes with the greatest fruit mass, followed by group II, and group I with the lowest means.

The pulp descriptors GTP and STP, particularly GTP, had values greater than 2.0 cm, which is important because it is directly related to pulp yield and commercial value. According to Yamanishi et al. (2006), mean thickness greater than 2.0 cm favors the trade market.

SS is one of the main descriptors of organoleptic properties in papaya, and means varied from 10.88 °Brix for group I to 11.99 °Brix for group III. These results are corroborated by Dias et al. (2011), who reported variation from 7.25 to 11.52 ° Brix in a study with 27 genotypes and Marin et al. (2006), who found 7.85 to 12.65 ° Brix in a study with hybrids.

FIRM means were around 12.0 kg cm⁻² for the three groups, and these values characterize good pulp firmness, while lower results have been reported in commercial cultivars of papaya (Fontes et al., 2008; Viana et al., 2015). Good pulp firmness in association with the results found for GTP and STP directly influences fruit resistance against mechanical damages in transport and fruit post-harvest life.

The descriptors that contributed most to genetic diversity based on the first canonical variable were FL, PL, FM and FFIH, which relate to production and plant architecture, with weight coefficients of 80.8, 77.7, 60.4 and 69.2 (Table 2).

Table 2. Canonical variables for the 15 quantitative descriptors in genotypes of the F₂ population of papaya

Descriptors	Canonical variable (VC)	
	VC1	VC2
SD	0.212	0.609
PH	0.322	0.361
FFIH	0.692	0.037
PL	0.777	0.520
LL	0.158	0.298
MLW	0.587	0.586
TNF	-0.357	0.663
FM	0.604	0.364
FL	0.808	0.079
FD	0.475	0.360
GTP	0.528	0.301
STP	0.471	0.212
SS	0.560	0.157
FIRM	0.088	0.019
PROD	0.058	0.816

Efficient selection should meet some prerequisites, in particular the heritability, which must be significant to be maintained in the next generations. According to Silva et al. (2008) and Karunakaran et al. (2010), in studies carried out with papaya, the descriptors plant height, first fruit insertion height, stem diameter, fruit mass, fruit length, pulp thickness, and total soluble solids have high heritability, which favors selection.

The dissimilarity between the groups based on the Mahalanobis distance by the Ward-MLM strategy, shows that groups II and III are the closest (19.95), while groups I and III were the most distant (21.09) (Table 3). Crosses between groups I and III can be performed to exploit heterosis by producing transgressive individuals for the descriptors of plant architecture and production.

Table 3. Distance between groups formed by the Ward-MLM strategy based on 15 quantitative descriptors in genotypes of the F₂ population of papaya

Groups	II (27)	III (18)
I (47)	20.59	21.09
II (27)	-	19.95

The first two canonical variables obtained by the Ward-MLM strategy explained 100% of the total variation, allowing the visualization of the existing genetic variability by graphic dispersion (Figure 4). The high value indicates that the graphic representation based on the two canonical variables is suitable to verify the groups and the genotypes whitening them.

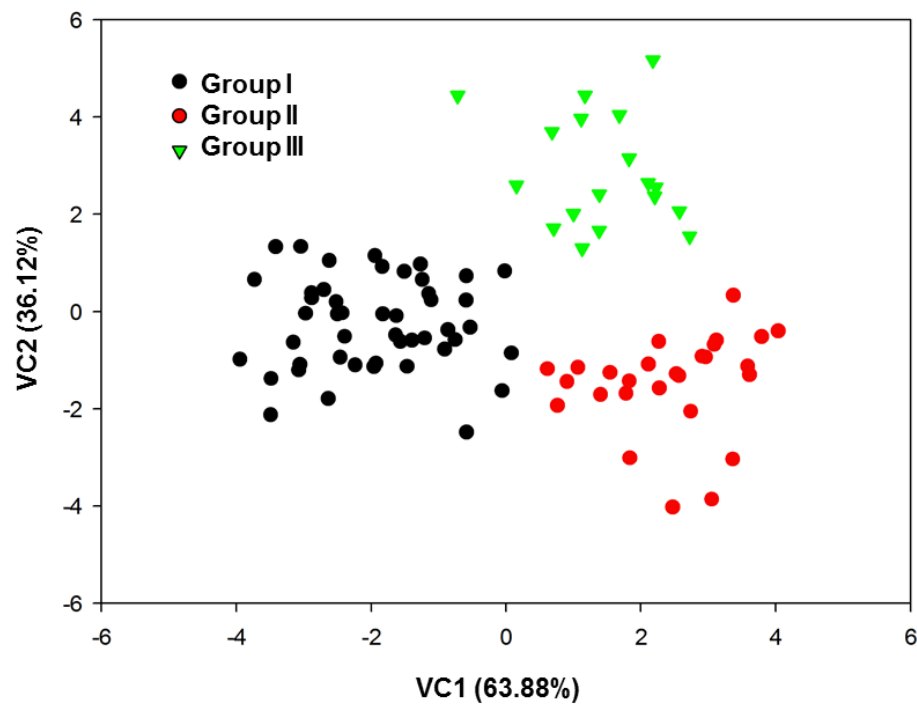


Figure 4. First two canonical variables (VC1 and VC2) for the three groups formed by the Ward-MLM strategy, based on 15 quantitative descriptors in genotypes of the F₂ population of papaya.

The F₂ population of papaya has promising genotypes for selection aiming at the descriptors of interest to be included in a papaya breeding program, and selection is a tool to exploit the genetic diversity, performance of parents, and allelic complementarity. In a study

exploiting the genetic variability in the F_2 population of the hybrids Tainung and Calimosa, Oliveira et al. (2012) achieved satisfactory results by selecting 18.30 and 24.61% of the genotypes considered as promising for selection of lineages.

4. CONCLUSIONS

The Ward-MLM strategy allowed the identification of variability within the segregating F_2 population of papaya and enabled a consistent formation of three groups.

The most promising genotypes for selection aiming at plant architecture are clustered in group I.

The descriptors that contribute most to the genetic diversity are fruit length, petiole length, first fruit insertion height and fruit mass.

5. REFERENCES

- Amaral Júnior AT, Viana AP, Gonçalves LSA, Barbosa CD (2010). Procedimentos Multivariados em Recursos genéticos vegetais. In: Germoplasma: Conservação, Manejo e Uso no Melhoramento de Plantas. (Pereira TNS, eds.). Viçosa, MG: Arca, 205-254.
- Barbosa CD, Viana AP, Quintal SSR, Pereira MG (2011). Artificial neural network analysis of genetic diversity in *Carica papaya* L.. *Crop Breed. Appl. Biotechnol.* 11:224-231. <http://dx.doi.org/10.1590/S1984-70332011000300004>
- Cabral PDS, Soares TCB, Gonçalves LSA, Amaral Júnior AT, Lima ABP, Rodrigues R, Matta FP (2010). Quantification of the diversity among common bean accessions using Ward-MLM strategy. *Pesq. Agropec. Bras.* 45:1124-1132. <http://dx.doi.org/10.1590/S0100-204X2010001000011>
- Campos BM, Viana AP, Quintal SSR, Gonçalves LSA, Pessanha PGO (2013). Quantificação da divergência genética entre acessos de goiabeira por meio da estratégia Ward MLM. *Rev. Bras. Frutic.* 35: 571-578. <http://dx.doi.org/10.1590/S0100-29452013000200028>
- Cattaneo LF (2001) Avaliação da divergência genética e análise de gerações em mamoeiro (*Carica papaya* L.). Doctoral thesis (Doutorado em Produção Vegetal), Universidade Estadual do Norte Fluminense, Campos dos Goytacazes.
- Costa NA, Costa AFS (2013). Manejo da fertilidade do solo e da nutrição do mamoeiro (Ferregueti GA, eds.). Informe Agropecuário, 34:38-47.
- Crossa, J, Franco J (2004). Statistical methods for classifying genotypes. *Euphytica*, Dordrecht, v. 137, p. 19-37, 2004. <http://dx.doi.org/10.1023/B:EUPH.0000040500.86428.e8>
- Cruz CD, Carneiro PCS, Regazzi AJ (2014). Modelos biométricos aplicados ao melhoramento genético. Viçosa: UFV.
- Dantas JLL, Lima JF (2001). Seleção e recomendação de variedades de mamoeiro – avaliação de linhagens e híbridos. *Rev. Bras. Frutic.* 23:617-621. <http://dx.doi.org/10.1590/S0100-29452001000300035>
- Dias NLP, Oliveira EJ, Dantas L (2011). Avaliação de genótipos de mamoeiro com uso de descritores agrônômicos e estimação de parâmetros genéticos. *Pesq. Agropec. Bras.* 46: 1471-1479. <http://dx.doi.org/10.1590/S0100-204X2011001100008>
- FAOSTAT Food and Agriculture Organization of the United Nations Database. The agricultural production. Available at: <<http://www.apps.fao.org>>. Accessed em: 20 de jun. 2017.
- Fontes RV, Santos MP, Falqueto, AR, SILVA DM (2008). Atividade da pectinametilesterase e sua relação com a perda da firmeza da polpa de mamão cv. Sunrise e Tainung. *Rev. Bras. de Frutic.* 30:54-58. <http://dx.doi.org/10.1590/S0100-29452008000100012>.

- Fraife Filho GA, Dantas JLL, Leite JBV, Oliveira JRP (2001). Avaliação de variedades de mamoeiro no extremo sul da Bahia. *Magistra* 13:37-41.
- Franco J, Crossa J, Villasenõr J, Taba S, Eberhart SA (1998). Classifying genetic resources by categorical and continuous variables. *Crop Science* 38:1688-1696. <http://dx.doi.org/10.2135/cropsci1998.0011183X003800060045x>
- Fuggate P, Wongs-Aree C, Noichinda S, Kalayanarat S (2010). Quality and volatile attributes of attached and detached ‘Pluk Mai Lie’ papaya during fruit ripening. *Scientia Horticulturae* 126:120-129. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2010.06.019>
- Gonçalves LSA, Rodrigues R, Amaral Júnior AT, Karasawa M, Sudré CP (2009). Heirloom tomato genebank: assessing divergence based on morphological, agronomic and molecular data using Ward-MLM. *Genet. Mol. Res.*, 8:364-374. <http://dx.doi.org/10.4238/vol8-1gmr549>
- IBGE – Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística (2015). Banco de dados agregados: culturas permanentes: mamão. Available at: <<https://sidra.ibge.gov.br/tabela/5457#resultado>> Accessed: mai. 2017.
- Jesus ON, Freitas JPX, Dantas JLL, Oliveira EJ (2013) Use of morpho-agronomic traits and DNA profiling for classification of genetic diversity in papaya. *Genet. Mol. Res.* 12:6646-6663. <http://dx.doi.org/10.4238/2013.July.11.8>.
- Karunakaran G, Ravishankar H, Dinesh MR (2010). Genetical studies in papaya (*Carica papaya* L). *Acta Hortic.* 851:103-108. <http://dx.doi.org/10.17660/ActaHortic.2010.851.13>
- Lim LS, Hawa JS (2007). Earliness in flowering and dwarfism in relation to internode length and tree height in papaya (*Carica papaya* L.). *Acta Hortic.* 740:103-108. <http://dx.doi.org/10.17660/ActaHortic.2007.740.10>
- Loarce Y, Gallego R, Ferrer EA (1996). A comparative analysis of the genetic relationship between rye cultivars using RFLP and RAPD markers. *Euphytica* 88:107-115. <http://dx.doi.org/10.1007/BF00032441>
- Marin SLD, Pereira MG, Amaral Júnior AT, Martelleto LAP, Ide CD (2006). Partial diallel to evaluate the combining ability for economically important traits of papaya. *Sci. Agric.* 63:540-546. <http://dx.doi.org/10.1590/S0103-90162006000600005>.
- MDIC – Ministério do Desenvolvimento, Indústria e Comércio. Secretaria de Comércio Exterior (SECEX). Exportações Brasileiras 2013-2015. Available at: <www.desenvolvimento.gov.br/sitio/secex>, Accessed: 12 de jun. 2017.
- Oliveira EJ, Fraife Filho GA, Freitas JPX, Dantas JLL, Resende MDV (2012). Plant selection in F₂ segregating populations of papaya from comercial hybrids. *Crop Breed. Appl. Biotechnol.* 12:191-198. <http://dx.doi.org/10.1590/S1984-70332012000300005>
- Oliveira RS, Silva SA, Brasileiro BP, Medeiros EP, Anjos EVA (2013). Genetic divergence on castor bean using the Ward-MLM strategy. *Rev. Ciênc. Agron.* 44:564-570. <http://dx.doi.org/10.1590/S1806-66902013000300019>

- Ortiz R, Crossa J, Franco J, Sevilla R, Burgueño J (2008). Classification of Peruvian highland maize races using plant traits. *Genetic Resources and Crop Evolution*, Dordrecht, 55: 151-162. <http://dx.doi.org/10.1007/s10722-007-9224-7>
- Pinto FO, Pereira MG, Luz LN, Cardoso DL, Ramos HCC, Macedo CMP (2013). Use of microsatellite markers in molecular analysis of segregating populations of papaya (*Carica papaya* L.) derived from backcrossing. *Genet. Mol. Res.* 12:2248-2259. <http://dx.doi.org/10.4238/2013.July.8.6>.
- Quintal SSR, Viana AP, Gonçalves LSA, Pereira MG, Amaral Junior AT (2012) Divergência genética entre acessos de mamoeiro por meio de variáveis morfoagronômicas. *Semin: Cien. Agrar.* 33:131-142. <http://dx.doi.org/10.5433/1679-0359.2012v33n1p131>
- Ramos Hcc, Pereira MG, Silva FF, Viana AP (2011). Seasonal and genetic influences on sexual expression in segregating papaya population derived from back cross. *Crop Breed. Appl. Biotechnol.* 11:97-105. <http://dx.doi.org/10.1590/S1984-70332011000200001>
- Rodrigues WP, Teodoro PE, Partelli FL, Barbosa DH (2016). Assessment of genetic divergence among coffee genotypes by Ward-MLM procedure in association with mixed models. *Genet. Mol. Res.* 15:2-7. <http://dx.doi.org/10.4238/gmr.15027889>.
- Ruggiero C, Marin SLD, Durigan JF (2011). Mamão, uma história de sucesso. *Rev. Bras. Frutic.* 33:76-82. <http://dx.doi.org/10.1590/S0100-29452011000500011>
- SAS INSTITUTE (2003). SAS language and procedures: Usage. Version SAS 9.1.3 SAS Institute, CD-ROM. Cary.
- SAS Institute. (2000) Statistical analysis system: user's guide. Cary: SAS.
- Silva FS, Pereira MG, Ramos HCC, Damasceno Junior PC, Pereira TNS, Viana AP, Daher RF, Ferreguetti GA (2008). Estimation of genetic parameters related to morphoagronomic and fruit quality traits of papaya. *Crop Breed. Appl. Biotechnol.* 8:65-73. <http://dx.doi.org/10.12702/1984-7033.v08n01a09>
- Silva CA, Nascimento AL, Ferreira JP, Schmildt O, Malikouski RG, Alexandre RS, Ferreguetti GA, Schmildt ER (2017) Genetic diversity among papaya accessions. *Afr. J. Agric. Res.* 12:2041-2048. <http://dx.doi.org/10.5897/AJAR2017.12387>
- Serrano LAL, Catanneo LF (2010) O cultivo do mamoeiro no Brasil. *Rev. Bras. Frutic.* 32:675-695. <http://dx.doi.org/10.1590/S0100-29452010000300001>
- Silva FF, Pereira MG, Ramos HCC, Damasceno Junior PC, Pereira TNS, Ide CD (2007). Genotypic correlations of morpho-agronomic traits in papaya and implications for genetic breeding. *Crop Breed. Appl. Biotechnol.* 7:345-352. <http://dx.doi.org/10.12702/1984-7033.v07n04a03>
- Silva FF, Pereira MG, Ramos HCC, Damasceno Júnior PC, Pereira TNS, Gabriel APC, Viana AP, Ferreguetti GA (2008). Selection and estimation of the genetic gain in segregating

generations of papaya (*Caricapapaya* L.). *Crop Breed. Appl. Biotechnol.* 8:1-8. <http://dx.doi.org/10.12702/1984-7033.v08n01a01>

Viana ES, Reis RC, Silva SCS, Neves TT, Jesus JL (2015). Avaliação físico-química e sensorial de frutos de genótipos melhorados de mamoeiro. *Pesq. Agropec. Trop.* 45:297-303. <http://dx.doi.org/10.1590/1983-40632015v4535008>.

Yamanishi OK, Mello RM, Martins VA, Lima LA, Fagundes GR (2006). Comportamento do mamoeiro Sekati nas condições do oeste da Bahia. *Rev. Bras. Frutic.* 28:79- 82. <http://dx.doi.org/10.1590/S0100-29452006000100023>

CAPÍTULO II

HERANÇA QUANTITATIVA PARA CARACTERÍSTICAS DE ARQUITETURA DE PLANTAS DE MAMOEIRO

Resumo

O estudo das características quanto a herança é indispensável para que o melhoramento seja executado de forma eficiente, sendo o estudo de análise de gerações a forma mais simples para estimar o componente de variância aditiva e de dominância no melhoramento de plantas. Com a análise de gerações é possível o estudo da natureza e quantificação da variabilidade genética em populações segregantes e a importância relativa dos efeitos gênicos que constituem as médias. Com este trabalho objetivou-se analisar e quantificar a variabilidade genética disponível, bem como a importância relativa dos efeitos gênicos que constituem as médias e estimar parâmetros genéticos baseados nas médias e variâncias para características da arquitetura das plantas em mamoeiro. As linhagens parentais foram P_1 ('Baixinho de Santa Amália') e P_2 ('Golden Pecíolo Curto') e as gerações F_1 e F_2 e de retrocruzamentos RC_1 e RC_2 foram avaliadas, quanto a altura de planta (APL), altura de inserção primeiro fruto (AIPFR), comprimento do pecíolo (CP) e largura máxima da folha (LMFL). Segregantes foram obtidos para todas as características avaliadas, sendo de grande importância para o programa de melhoramento de mamoeiro que visam obter novas cultivares. O modelo aditivo-dominante explica satisfatoriamente a herança das características APL, AIPFR, CP e LMFL. A não ocorrência de epistasia, e com interação alélica aditiva e de dominância parcial para APL e AIPFR, o melhorista vai optar mais para estratégias de seleção e, para as características CP e LMFL, as estratégias que tendem a apresentar mais eficiência no melhoramento são as que envolvem hibridações.

Palavras-chave: *Carica papaya* L., melhoramento vegetal, variabilidade genética.

QUANTITATIVE INHERITANCE FOR ARCHITECTURE CHARACTERISTICS OF PAPAYA PLANTS

Abstract

The study of inheritance characteristics is indispensable for the breeding to be performed efficiently, and the analysis of generations is the simplest way to estimate the component of additive variance and dominance in plant breeding. With the analysis of generations it is possible to study the nature and quantification of genetic variability in segregating populations and the relative importance of the gene effects that constitute the means. This work aimed to analyze and quantify the genetic variability available, as well as the relative importance of the genetic effects that constitute the means and estimate genetic parameters based on the means and variances for the characteristics of the architecture of the plants in papaya. The parental lines were P_1 ('Baixinho de Santa Amália') and P_2 ('Golden Pecíolo Curto') and the F_1 and F_2 and backcross generations BC_1 and BC_2 were evaluated for plant height (PH), first insertion height fruit (FIHF), petiole length (PL) and maximum leaf width (MLW). Segregants were obtained for all the evaluated characteristics, being of great importance for the program of improvement of papaya that aim to obtain new cultivars. The additive-dominant model satisfactorily explains the inheritance of PH, FIHF, PL and MLW characteristics. The non-occurrence of epistasis, and with additive allelic interaction and partial dominance for PH and FIHF, the breeder will be more attentive to selection strategies and, for PL and MLW characteristics, the strategies that tend to be more efficient in breeding are those involving hybridizations.

Key words: *Carica papaya* L., plant breeding, genetic variability.

1. INTRODUÇÃO

O mamoeiro é uma das fruteiras que mais se destaca mundialmente, sendo o fruto o principal produto consumido preferencialmente fresco além da possibilidade de subprodutos que são empregados em indústrias de alimentos, têxtil e farmacêutica. A produção mundial em 2016 é representada principalmente por cinco países que se alternam nas primeiras posições sendo: Índia; Brasil; Indonésia; Nigéria e México (FAOSTAT, 2016). O Brasil sendo um dos maiores produtores mundiais tem como destaque os principais Estados com maior produção: Bahia, Espírito Santo, Ceará, Rio Grande do Norte e Minas Gerais (IBGE, 2016).

Apesar da importância econômica, a cultura do mamoeiro se sustenta em uma estreita base genética e o conhecimento da variabilidade genética é um pré-requisito, para possíveis indicações de genitores potenciais e combinações de alelos relacionados as características de importância econômica (CARDOSO *et al.*, 2009; QUINTAL *et al.*, 2012). A variabilidade entre acessos de mamoeiro do banco de germoplasma da Caliman Agrícola S.A. em Linhares – ES tem sido base de estudos de diversidade genética por diversos autores (RAMOS *et al.*, 2011a; RAMOS *et al.*, 2011b; SILVA *et al.*, 2008).

As características exploradas por estudos de diversidade podem ser qualitativas ou quantitativas, onde, ao se avaliar a herança, o interesse recai sobre a frequência e sobre a biometria dos descendentes, respectivamente (SCHMILDT *et al.*, 2016). A herança de características quantitativas são mais complexas sendo cruciais a serem exploradas em programa de melhoramento. Em destaque a herança quanto a arquitetura das plantas de mamoeiro, que podem direcionar novas linhas de trabalhos com a cultura como: obtenção de plantas com menor altura visando estratégias que facilite a colheita manual e possível cultivo em ambiente protegido; a redução de pecíolo e folhas com tendência ao adensamento de plantio. Uma menor altura de inserção do primeiro fruto favorece a exploração da cultura por mais tempo no campo (DANTAS; LIMA 2001; LIM; HAWA, 2007).

O estudo sobre genótipos que apresentem menor arquitetura de planta como Pusa Dwarf, BH-65 e 'Baixinho de Santa Amália', têm chamado atenção de pesquisadores mundialmente (MARUCHI *et al.*, 2008; SAHA; CHANDRA; PHATAK, 2004; PASTOR; RODRIGO; SÁNCHEZ, 2010). O 'Baixinho de Santa Amália' tem sua origem do Brasil é uma mutação germinativa selecionada em 1986 no Estado do

Espírito Santo em plantio comercial da cultivar 'Improved Sunrise Solo' (CATTANEO, 2001). A herança para a característica altura de plantas da linhagem 'Baixinho de Santa Amália' é desconhecido. No entanto, o conhecimento sobre a herança das características é indispensável para que o melhoramento seja executado de forma eficiente (BALDISSERA *et al.*, 2014).

O uso de técnicas biométricas como a metodologia de análise de gerações permite estimar parâmetros genéticos baseados nas médias e variâncias através de experimentos (WRIGHT, 1968; CRUZ; REGAZZI; CARNEIRO, 2012). Segundo Singh e Singh (1992), esta metodologia é de muito interesse quando se deseja estimar o componente de variância aditiva e de dominância no melhoramento de plantas por ser a forma mais simples de se chegar aos resultados.

Estimativas de parâmetros genéticos obtidas com análise de médias podem ser realizadas a partir do método dos quadrados mínimos ordinários, para o modelo completo e pelo método dos mínimos quadrados ponderados para o modelo aditivo-dominante, de acordo a metodologia descrita por Cruz (2006). No modelo completo, as variações nas médias são atribuídas aos efeitos de média dos homozigotos (m), aditivo (a), dos desvios de dominância (d) e das interações epistáticas aditiva-aditiva (aa), aditiva-dominante (ad) e dominante-dominante (dd); no modelo aditivo-dominante são considerados apenas os efeitos da média, aditivo e de dominância (BNEJDI *et al.*, 2009; SANTOS *et al.*, 2014).

O conhecimento da natureza e da magnitude dos efeitos gênicos que controlam uma característica específica é de fundamental relevância na seleção e na predição do comportamento de gerações segregantes e híbridas (KHAN *et al.*, 2009; RÊGO *et al.*, 2009; NAHAR *et al.*, 2010; SCHUELTER *et al.*, 2010).

O objetivo do presente trabalho foi o de estudar a herança de características relacionadas à arquitetura da planta a partir do cruzamento entre 'Baixinho de Santa Amália' e 'Golden Pecíolo Curto'.

2. MATERIAL E MÉTODOS

As linhagens utilizadas nos cruzamentos são ‘Baixinho de Santa Amália’ (BSA) e ‘Golden Pecíolo Curto’ (GPC), do grupo “Solo”, ambas provenientes do banco de germoplasma da Caliman Agrícola S.A., em Linhares-ES. A linhagem BSA foi selecionada em 1986, no Estado do Espírito Santo, em plantio comercial da cultivar ‘Improved Sunrise Solo’, cujas plantas surgiram por mutação germinativa e tem como característica principal a baixa arquitetura (CATTANEO, 2001). Na linhagem GPC as plantas adultas apresentam folhas e pecíolo foliar de pequeno tamanho e, no entanto, as plantas são altas (SILVA et al., 2017).

Na escolha das duas linhagens levaram-se em consideração as características contrastantes entre elas para altura da planta, altura inserção primeiro fruto, comprimento do pecíolo e largura máxima da folha, conforme relatados por Silva (2013). O experimento foi realizado na Fazenda Santa Teresinha da empresa Caliman Agrícola S.A., localizada no município de Linhares, Espírito Santo, entre os meses de fevereiro de 2012 a dezembro de 2015 (Figura 1).

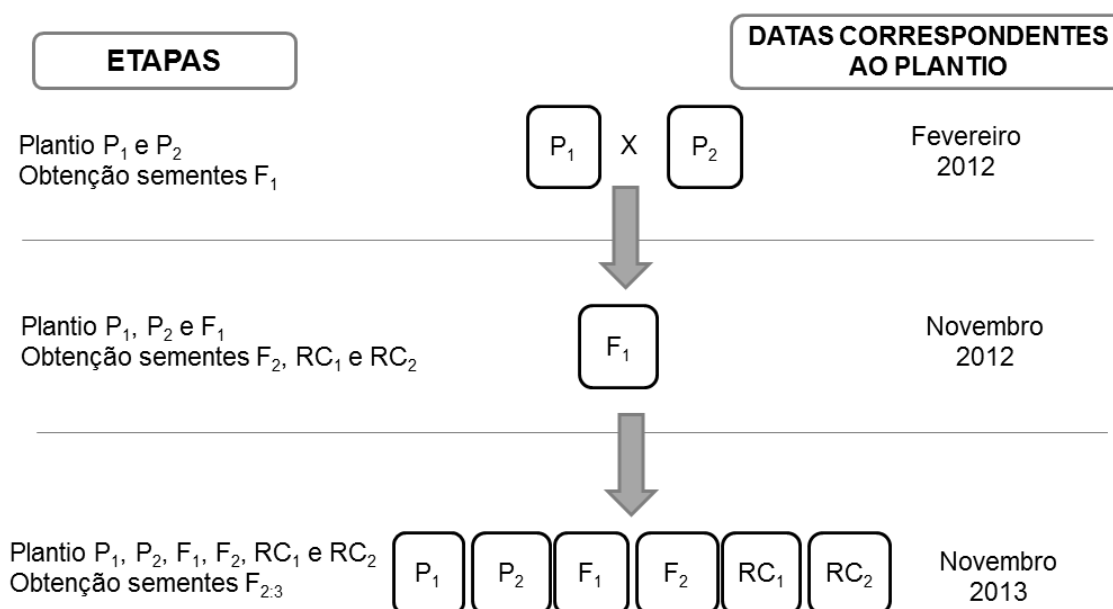


Figura 1 – Cronograma de plantio e obtenção de sementes das gerações em estudo do cruzamento ‘Baixinho de Santa Amália’ (P₁) x ‘Golden Pecíolo Curto’ (P₂).

O estudo foi realizado por análises de seis gerações: P_1 (BSA); P_2 (GPC); F_1 ; F_2 ; RC_1 ; RC_2 . O delineamento foi dispensável por se tratar de uma área homogênea (SCHMILDT *et al.*, 2016).

Em fevereiro de 2012 foi efetuado o primeiro plantio com os progenitores; após oito meses o GPC foi utilizado como doadora de pólen para BSA, na obtenção da população F_1 . Uma vez obtida, semeou-se a população F_1 em novembro de 2012, juntamente com os genitores para obtenção das populações F_2 , RC_1 e RC_2 e para renovação das sementes F_1 , P_1 e P_2 .

A F_2 foi obtida pela autofecundação de plantas F_1 . Os retrocruzamentos foram obtidos da seguinte forma: RC_1 obtida pelo cruzamento do BSA, como genitor feminino, e a F_1 , como genitor masculino; e RC_2 pelo cruzamento do GPC, como genitor feminino, e F_1 , como genitor masculino.

As gerações foram levadas a campo em novembro de 2013, onde todas as plantas hermafroditas foram avaliadas, sendo 12 do genitor P_1 , 12 do genitor P_2 , 18 da geração F_1 ; 144 da geração F_2 , 32 do RC_1 e 41 do RC_2 , e respectivos recíprocos.

Os cruzamentos foram realizados com polinização manual consistindo da transferência de pólen de uma planta hermafrodita para o estigma da planta feminina; nas autofecundações foram utilizadas plantas hermafroditas que realizaram polinização natural. Todo processo foi executado antes da antese impedindo que ocorra polinização advindo de outras plantas e suas flores foram marcadas e devidamente protegidas com sacos de papel. Todas as populações foram obtidas em campo seguindo todos os cuidados para garantir segurança e confiabilidade do trabalho.

O experimento foi realizado com uma planta hermafrodita por cova em espaçamento de 3,6 m entre fileiras e 1,5 m entre plantas nas fileiras com tratos culturais realizados de acordo com a recomendação da cultura (COSTA; COSTA, 2013).

As avaliações fenotípicas realizadas em todas as plantas hermafroditas presentes nas gerações foram quantificadas aos 10 meses após plantio, ou seja, referente ao primeiro ano de colheita e as seguintes características foram avaliadas: altura da planta (APL) - medida com auxílio de uma trena (expressa em centímetros) correspondendo à distância entre superfície do solo, contígua ao colo da planta, e o ponto de inserção da folha mais nova; altura de inserção primeiro fruto (AIPFR) – medida com auxílio de uma trena (expresso em centímetros) correspondendo à

distância entre a superfície do solo, contigua ao pedúnculo correspondente ao primeiro fruto; comprimento do pecíolo (CP) – medido com auxílio de uma trena (expresso em centímetros) em 3 folhas já desenvolvidas na região mediana de cada planta e largura máxima da folha (LMFL) – medido com auxílio de uma trena (expresso em centímetros) nas mesmas folhas utilizadas para medir o CP, considerando a maior largura;

Os dados coletados foram submetidos a análise genética em que os componentes de variância apresentados a seguir referem-se à análise de gerações quando se avaliam os fenótipos das plantas P_1 , P_2 , F_1 , F_2 , RC_1 e RC_2 .

$$\text{Variância fenotípica do progenitor 1: } \hat{\sigma}_{f(P_1)}^2 = \hat{\sigma}_{m(P_1)}^2 = \hat{\sigma}_{P_1}^2$$

$$\text{Variância fenotípica do progenitor 2: } \hat{\sigma}_{f(P_2)}^2 = \hat{\sigma}_{m(P_2)}^2 = \hat{\sigma}_{P_2}^2$$

$$\text{Variância fenotípica da geração } F_1: \hat{\sigma}_{f(F_1)}^2 = \hat{\sigma}_{m(F_1)}^2 = \hat{\sigma}_{F_1}^2$$

$$\text{Variância fenotípica da geração } F_2: \hat{\sigma}_{f(F_2)}^2 = \hat{\sigma}_{g(F_2)}^2 + \hat{\sigma}_{m(F_2)}^2$$

$$\text{Variância fenotípica da geração } RC_1: \hat{\sigma}_{f(RC_1)}^2 = \hat{\sigma}_{g(RC_1)}^2 + \hat{\sigma}_{m(RC_1)}^2$$

$$\text{Variância fenotípica da geração } RC_2: \hat{\sigma}_{f(RC_2)}^2 = \hat{\sigma}_{g(RC_2)}^2 + \hat{\sigma}_{m(RC_2)}^2$$

Nas gerações segregantes F_2 , RC_1 e RC_2 , as variâncias fenotípicas ($\hat{\sigma}_f^2$) são decompostas em variância genotípica ($\hat{\sigma}_g^2$) e devido ao meio ($\hat{\sigma}_m^2$). Considerando que cada uma das plantas da geração P_1 , corresponde a um mesmo genótipo, o mesmo ocorrendo na geração P_2 e na F_1 , toda a variância computada nestas gerações será devido ao meio ($\hat{\sigma}_m^2$) (CRUZ, 2012; RAMALHO *et al.*, 2012; CRUZ; REGAZZI; CARNEIRO, 2012). Assim, a variância do meio foi computada nas análises do cálculo da herdabilidade no sentido amplo e também restrito, sendo:

Variância do meio (WRIGHT, 1968; CRUZ, 2012; CRUZ; REGAZZI; CARNEIRO, 2012):

$$\hat{\sigma}_{m(F_2)}^2 = \frac{1}{4} [\hat{\sigma}_{P_1}^2 + 2\hat{\sigma}_{F_1}^2 + \hat{\sigma}_{P_2}^2]$$

No caso em que se computa $2\hat{\sigma}_{F_1}^2$ no cálculo da $\hat{\sigma}_{m(F_2)}^2$, a explicação está na segregação na F_2 (CRUZ; REGAZZI; CARNEIRO, 2012). Assim, para um gene, se o genótipo AA é atribuído a P_1 , aa atribuído a P_2 , a F_1 será Aa e a F_2 será 1AA: 2Aa: 1aa.

A variância genotípica ($\hat{\sigma}_g^2$), foi computada na geração F_2 para o cálculo da herdabilidade no sentido amplo mostrada a seguir:

$$\text{Variância genotípica: } \hat{\sigma}_{g(F_2)}^2 = \hat{\sigma}_{f(F_2)}^2 - \hat{\sigma}_{m(F_2)}^2$$

Os estimadores dos componentes de variância genotípica são dados por (WARNER, 1952; CRUZ; REGAZZI; CARNEIRO, 2012; RAMALHO *et al.*, 2012):

$$\text{Variância aditiva: } \hat{\sigma}_a^2 = 2\hat{\sigma}_{f(F_2)}^2 - [\hat{\sigma}_{f(RC_1)}^2 + \hat{\sigma}_{f(RC_2)}^2]$$

$$\text{Variância de dominância: } \hat{\sigma}_d^2 = \hat{\sigma}_{g(F_2)}^2 - \hat{\sigma}_a^2$$

Os dados disponíveis permitem estimar a proporção da variância fenotípica atribuída a causas genéticas, por meio do estimador da herdabilidade no sentido amplo (h_a^2), e, também, a proporção da variância fenotípica atribuída à causa genética de natureza aditiva, por meio do estimador da herdabilidade no sentido restrito (h_r^2).

Herdabilidade no sentido amplo (WRIGHT, 1968; CRUZ, 2012; CRUZ; REGAZZI; CARNEIRO, 2012):

$$h_a^2 = \frac{\hat{\sigma}_{g(F_2)}^2}{\hat{\sigma}_{f(F_2)}^2} = \frac{\hat{\sigma}_{f(F_2)}^2 - (\hat{\sigma}_{P_1}^2 + 2\hat{\sigma}_{F_1}^2 + \hat{\sigma}_{P_2}^2)/4}{\hat{\sigma}_{f(F_2)}^2}$$

Herdabilidade no sentido restrito (WARNER, 1952; CRUZ, 2012; CRUZ; REGAZZI; CARNEIRO, 2012; RAMALHO *et al.*, 2012):

$$h_r^2 = \frac{\hat{\sigma}_a^2}{\hat{\sigma}_{f(F_2)}^2} = \frac{2\hat{\sigma}_{f(F_2)}^2 - [\hat{\sigma}_{f(RC_1)}^2 + \hat{\sigma}_{f(RC_2)}^2]}{\hat{\sigma}_{f(F_2)}^2}$$

O grau médio de dominância (k) foi estimado a partir de variâncias (CRUZ; REGAZZI; CARNEIRO, 2012).

$$\text{Grau médio de dominância: } k = \sqrt{2\hat{\sigma}_d^2 / \hat{\sigma}_a^2}$$

O número de genes envolvidos no controle da característica (n) está na dependência do grau médio de dominância. Desta forma, foi considerado apenas genes aditivos, a estimativa de n a partir de médias dos genitores e variância genotípica na F₂ é apresentada a seguir segundo Wright (1934).

$$\text{Número de genes envolvidos: } n = (\bar{P}_1 + \bar{P}_2)^2 / 8[\sigma_{g(F_2)}^2].$$

Como interpretação para tomadas de decisão quanto às estratégias de métodos de melhoramento a serem aplicados para a característica em avaliação, os valores de k foram quantificados e designam os seguintes graus médios de dominância: k = 0 (ausência de dominância = aditiva); 0 ≤ k ≤ 1 (dominância parcial); k = 1 (dominância completa); k > 1 (sobredominância).

Para a estimação dos efeitos genéticos para as características em estudo foi adotado o modelo completo (HAYMAN, 1958), onde são estimados os efeitos das médias de todos os possíveis homozigotos (m), aditivo (a), dominante (d) e epistáticos: aditivo x aditivo (aa), aditivo x dominante (ad) e dominante x dominante (dd). Para o modelo Aditivo-dominante foram estimados os efeitos aditivos (a), dominante (d) e da média (m).

Análise das médias das gerações, modelo completo:

$$\hat{m} = \frac{1}{2}\bar{P}_1 + \frac{1}{2}\bar{P}_2 + 4\bar{F}_2 - 2\bar{RC}_1 - 2\bar{RC}_2$$

$$\hat{a} = \frac{1}{2}\bar{P}_1 - \frac{1}{2}\bar{P}_2$$

$$\hat{d} = -\frac{3}{2}\bar{P}_1 - \frac{3}{2}\bar{P}_2 - \bar{F}_1 - 8\bar{F}_2 + 6\bar{RC}_1 + 6\bar{RC}_2$$

$$aa = -4\bar{F}_2 + 2\bar{RC}_1 + 2\bar{RC}_2$$

$$ad = -\bar{P}_1 + \bar{P}_2 + 2\bar{RC}_1 - 2\bar{RC}_2$$

$$dd = \bar{P}_1 + \bar{P}_2 + 2\bar{F}_1 + 4\bar{F}_2 - 4\bar{RC}_1 - 4\bar{RC}_2$$

Os efeitos dos dois modelos foram submetidos ao teste de significância t em nível de 5% de probabilidade. Todas as análises estatísticas foram realizadas utilizando-se o programa computacional Genes (CRUZ, 2016).

3. RESULTADOS E DISCUSSÃO

As médias com o desvio padrão das características em estudo, estimadas nas linhagens BSA e GPC, mostram contrastes significativos entre os parentais demonstrando haver divergência entre os genitores no estudo de herança do caráter (Tabela 1). O contraste entre os genitores é um pré-requisito imprescindível para maior precisão nas análises genéticas (CRUZ; REGAZZI; CARNEIRO, 2012).

Tabela 1 - Número de plantas avaliadas (N), média (M) e desvio padrão (DP) em seis gerações (P_1 , P_2 , F_1 , F_2 , RC_1 e RC_2) de mamoeiro (*Carica papaya* L.) provenientes do cruzamento das linhagens 'Baixinho de Santa Amália' x 'Golden Peciolo Curto'

Geração	N	APL		AIPFR	
		M (cm)	DP (cm)	M (cm)	DP (cm)
P_1 (BSA) ^{1/}	12	101,00	9,62	37,92	3,37
P_2 (GPC) ^{1/}	12	216,25	9,39	74,42	10,01
F_1	18	186,72	10,74	81,89	12,60
F_2	144	171,23	37,01	72,01	21,56
RC_1	32	143,62	30,48	61,41	21,15
RC_2	41	215,46	24,79	89,78	12,98
		CP		LMFL	
		M (cm)	DP (cm)	M (cm)	DP (cm)
P_1	12	43,33	5,40	40,83	4,98
P_2	12	34,12	2,18	35,75	3,65
F_1	18	59,39	6,56	48,64	5,05
F_2	144	48,37	13,62	47,45	8,25
RC_1	32	44,89	7,93	45,45	5,61
RC_2	41	49,90	13,87	46,72	8,90

^{1/}BSA = 'Baixinho de Santa Amália'; GPC = 'Golden Peciolo Curto'
 APL = altura da planta (cm); AIPFR = altura de inserção primeiro fruto (cm); CP = comprimento do pecíolo (cm); LMFL = largura máxima da folha.

Em relação ao desvio padrão observado nos genitores e na F_1 , estes foram relativamente baixo, o que era de se esperar, uma vez que são genótipos únicos e a variação desses valores são apenas ambientais, não existindo variação genética dentro do P_1 , P_2 e F_1 .

A geração F_2 com maior desvio padrão em todas as características em estudo apresenta alta variabilidade em resposta ao surgimento de indivíduos

segregantes. Tal resposta pode aumentar ou diminuir a média da F_2 em função da interação presente para cada característica, indicando que ambos os progenitores estão contribuindo com alelos para aumentar ou diminuir uma determinada característica (ZEWDIE & BOSLAND, 2000).

Foram observados na F_2 fenótipos segregantes de fundamental interesse para o melhoramento de mamoeiro, podendo assim, selecionar indivíduos e dar continuidade ao programa de melhoramento voltado à arquitetura da planta com foco ao desenvolvimento de novas cultivares.

Com base nas estimativas de parâmetros genéticos (Tabela 2), todas características em estudo tiveram pouca influência ambiental, apresentando valor significativo da variância genotípica a ser explorada: APL (92,49%); AIPFR (76,94%); CP (83,83%) e LMFL (67,30%).

Tabela 2 - Estimativas da variância fenotípica ($\hat{\sigma}_f^2$), genotípica ($\hat{\sigma}_g^2$), do meio ($\hat{\sigma}_m^2$), aditiva ($\hat{\sigma}_a^2$) e de dominância ($\hat{\sigma}_d^2$), herdabilidade no sentido amplo (h_a^2) e restrito (h_r^2), grau médio de dominância (k) e número de genes envolvidos (n) no controle das características em análises de seis gerações (P_1 , P_2 , F_1 , F_2 , RC_1 e RC_2) de mamoeiro (*Carica papaya* L.) provenientes do cruzamento das linhagens 'Baixinho de Santa Amália' x 'Golden Pecíolo Curto'

Parâmetro Genético	Características ^{1/}			
	APL	AIPFR	CP	LMFL
Variância fenotípica ($\hat{\sigma}_f^2$)	1369,97	465,08	185,61	68,14
Variância genotípica ($\hat{\sigma}_g^2$)	1267,14	357,82	155,59	45,86
Variância do meio ($\hat{\sigma}_m^2$)	102,82	107,25	30,02	22,28
Variância aditiva ($\hat{\sigma}_a^2$)	1196,19	314,12	115,88	25,49
Variância de dominância ($\hat{\sigma}_d^2$)	70,95	43,71	39,71	20,37
Herdabilidade no sentido amplo (h_a^2)	92,49	76,94	83,83	67,30
Herdabilidade no sentido restrito (h_r^2)	87,31	67,54	62,43	37,41
Grau médio de dominância ^{2/} (k_1)	0,34	0,53	0,83	1,26
Grau médio de dominância ^{3/} (k_2)	0,17	0,46	4,49	4,07
Número mínimo de genes (n)	2,74	4,47	3,88	6,71

^{1/}APL = altura da planta (cm); AIPFR = altura de inserção primeiro fruto (cm); CP = comprimento do pecíolo (cm); LMFL = largura máxima da folha (cm).

^{2/} Grau médio de dominância (baseado em variância)

^{3/} Grau médio de dominância (baseado em média) fórmula $K_2 = ((2F_1 - (P_1 + P_2)) / (P_1 - P_2))$

As estimativas das variâncias fenotípicas, genotípicas, aditiva e ambiental, mostram que a contribuição dos genes de efeito aditivo em relação aos de dominância para APL, AIPFR e CP foram expressivas, caracterizando interação alélica aditiva. A maior parte da sua variação observada para o caráter avaliado foi de natureza genética e a variância aditiva foi o componente genético mais importante presente nesta variação, correspondendo a: APL (94,41%), AIPFR (87,79%) e CP (74,48%) do valor predito. Tal resultado é de fundamental importância para exploração em melhoramento de mamoeiro, pois com a predominância da interação alélica aditiva, a seleção é facilitada, em que indivíduos superiores apresentarão descendência também superior.

A característica LMFL com maior parte de sua variação de caráter genético apresentou a variância aditiva como componente genético de maior contribuição com 55,58% e valor relativamente elevada para variância de dominância de 44,42%, ocorrendo interação alélica aditiva e de dominância, a segunda por sua vez, favorece a hibridação na obtenção de descendentes superiores para LMFL.

As características apresentaram valores significativos para herdabilidade no sentido amplo e restrito: APL (92,49%; 87,31%); CP (83,83%; 62,43%) e AIPFR (76,94%; 67,54%). A herdabilidade é definida como a proporção da variabilidade existente na população segregante de natureza genética. Segundo Ramalho *et al.* (2012) a herdabilidade no sentido restrito são considerados apenas a variância genética do tipo aditiva, que é fixada na população com o avanço das gerações. Assim, o valor fenotípico para essas características tem alta correlação com os valores genotípicos e a seleção poderá ser praticada com base nos fenótipos com altos ganhos ao se desenvolver novas cultivares de mamoeiro.

Os altos valores de herdabilidade podem ser encontrados para características morfoagronômicas de mamoeiro, favorecendo a seleção das características com alta hereditariedade (SILVA *et al.*, 2008; KARUNAKARAN *et al.*, 2010; DIAS; OLIVEIRA; DANTAS, 2011). Silva *et al.* (2008b) obtiveram estimativas de herdabilidade superior a 80% para diversas características morfoagronômicas do mamoeiro, dentre elas altura de plantas e altura de inserção dos primeiros frutos.

O menor valor para herdabilidade no sentido amplo foi para a característica LMFL (67,29%) indicando maior influência pelo ambiente quando comparada com as demais. A herdabilidade no sentido restrito para a característica foi baixa LMFL (37,46%), logo, há baixa correlação entre o valor fenotípico e o valor genético, não sendo, o fenotípico, uma medida confiável para o valor genético. Assim a prática da seleção para esta característica poderá não ser eficiente.

A análise de grau médio de dominância foi utilizado dois métodos, sendo k_1 (baseado em variância) e k_2 (baseado em médias). Os valores de k_1 e k_2 apresentaram concordância para as características APL (0,34; 0,17), AIPFR (0,53; 0,46) classificando-as por apresentar dominância parcial e LMFL (1,26; 4,07) com sobredominância também conhecido como superdominância. No entanto, a característica CP (0,83; 4,07) foi classificada por apresentar dominância parcial pelo método k_1 , e como os valores das médias dos heterozigotos são superiores a média dos homozigotos (Tabela 1) o método k_2 classifica a característica com sobredominância. Schmildt *et al.* (2016) em estudo de análise de gerações em mamoeiro para o caráter altura de inserção da primeira flor observou dominância parcial ($k = 0,647$), indicando ganhos satisfatórios com a seleção uma vez que cada alelo efetivo contribui para aumentar o nível da característica em estudo.

Os valores mínimos quantificados para número de genes foram: APL (2,72); AIPFR (4,47) e CP (3,88), a estimativa do número de genes é um indicativo do tipo de herança que controla um caráter quanto a sua natureza (LOBO *et al.*, 2005), indicando que as características são de origem poligênica, favorecendo a formação de classes fenotípicas observadas e exploráveis nas populações segregantes F_2 , RC_1 e RC_2 e ao se tratar de características com contribuição predominante dos genes de efeito aditivo são passíveis de serem exploradas em programas de melhoramento.

Para a característica LMFL controlado por 6,71 genes e com valor significativo de interação alélica dominante, dificulta a exploração para trabalhos de melhoramento. O número muito grande de genes envolvidos no controle de um caráter, os trabalhos de seleção são dificultados (RAMALHO *et al.* 2012).

O modelo genético completo foi explorado buscando melhor entendimento das causas e magnitudes dos componentes genéticos que controlam cada característica em estudo (Tabela 3). Porém, foi avaliado em conjunto o modelo

reduzido aditivo-dominante (Tabela 4), que é de uso mais simples e fornece informações importantes para a escolha dos métodos de melhoramento.

O conhecimento sobre os parâmetros genéticos permitem a compreensão da natureza da ação gênica envolvido na herança, levando a avaliação dos progressos esperados com a seleção, além de definir o melhor método de seleção a ser adotado (SAMPAIO *et al.*, 2002; OLIVEIRA *et al.*, 2008).

Tabela 3 – Teste de significância da hipótese de nulidade dos parâmetros genéticos estimados a partir do modelo completo, com base nas médias das características em estudo obtidas a partir de plantas em seis gerações (P₁, P₂, F₁, F₂, RC₁ e RC₂) de mamoeiro (*Carica papaya* L.) provenientes do cruzamento das linhagens 'Baixinho de Santa Amália' x 'Golden Pecíolo Curto'

Parâmetro ^{1/}	APL				AIPFR			
	Estimativa	R ²	Variância	T	Estimativa	R ²	Variância	t
m	125,36	4,99	332,09	6,88**	41,83	7,90	126,38	3,72**
a	-57,62	93,06	3,77	-29,70**	-18,25	81,68	2,32	-11,97**
d	122,10	0,70	2234,15	2,58**	80,65	4,18	887,84	2,71**
aa	33,26	0,35	328,33	1,83 ^{ns}	14,33	0,94	124,05	1,29 ^{ns}
ad	-28,43	0,45	191,17	-2,06*	-20,25	2,86	81,68	-2,24*
dd	-60,74	0,43	897,33	-2,03*	-40,59	2,44	385,75	-2,07*
CP					LMFL			
m	42,61	46,38	47,97	6,15**	43,78	86,69	20,04	9,78**
a	4,60	36,74	0,71	5,48**	2,54	7,38	0,79	2,85**
d	6,24	0,14	331,00	0,34 ^{ns}	9,85	0,61	143,91	0,82 ^{ns}
aa	-3,89	0,39	47,26	-0,56 ^{ns}	-5,49	1,42	19,24	-1,25 ^{ns}
ad	-19,23	15,38	29,47	-3,54**	-7,62	3,54	14,85	-1,98 ^{ns}
dd	10,54	0,97	139,58	0,89 ^{ns}	-5,00	0,35	63,11	-0,63 ^{ns}
Total	100				100			

^{1/}m, média das linhagens homozigóticas derivadas de F₂; a, medida do efeito gênico aditivo; d, medida dos desvios de dominância; aa, medida das interações aditivo x aditivo; ad, medida das interações aditivo x dominante; dd, medida das interações dominante x dominante.

* e ** Significativo a 5 e 1% de probabilidade, respectivamente, ^{ns} = não significativo pelo teste t.

APL = altura da planta (cm); AIPFR = altura de inserção primeiro fruto (cm); CP = comprimento do pecíolo (cm); LMFL = largura máxima da folha.

Tabela 4 - Teste de significância da hipótese de nulidade dos parâmetros genéticos estimados a partir do modelo aditivo-dominante, com base nas médias das características em estudo obtidas a partir de plantas em seis gerações (P_1 , P_2 , F_1 , F_2 , RC_1 e RC_2) de mamoeiro (*Carica papaya* L.) provenientes do cruzamento das linhagens 'Baixinho de Santa Amália' x 'Golden Pecíolo Curto'

Parâmetro ^{1/}	APL				AIPFR			
	Estimativa	R ²	Variância	T	Estimativa	R ²	Variância	t
m	159,52	87,56	3,29	87,94**	58,97	85,14	1,77	44,35**
a	-59,15	11,49	3,45	-31,86**	-21,16	11,01	1,76	-15,95**
d	28,78	0,94	9,93	9,13**	27,99	3,84	8,82	9,42**
R ² (%) ^{2/}	98,48				94,54			
Parâmetro ^{1/}	CP				LMFL			
	Estimativa	R ²	Variância	T	Estimativa	R ²	Variância	t
m	37,56	93,22	0,57	49,67**	39,61	97,27	0,58	51,78**
a	3,23	0,68	0,58	4,26**	2,10	0,27	0,59	2,73**
d	20,52	6,09	2,61	12,70**	11,88	2,46	2,08	8,23**
R ² (%) ^{2/}	88,26				82,99			

APL = altura da planta (cm); AIPFR = altura de inserção primeiro fruto (cm); CP = comprimento do pecíolo (cm); LMFL = largura máxima da folha.

^{1/} m, média das linhagens homozigóticas derivadas de F_2 ; a, medida do efeito gênico aditivo; d, medida dos desvios de dominância.

^{2/} Coeficiente de determinação do modelo.

As características em estudo se adequaram ao modelo mais simplificado, com valores de coeficiente de determinação genético (R^2) superiores a 80%: APL (98,48%); AIPFR (94,54%); CP (88,26%) e LMFL (82,99%) (Tabela 4), indicando que as interações epistáticas tem pouca influência nas características em estudo. De acordo com Cruz; Regazzi; Carneiro (2012), as estimativas altas de R^2 expressa o grau de similaridade entre os valores estimados e observados, indicando acurácia do modelo utilizado.

Os efeitos (m, a e d) em análise do modelo aditivo-dominante foram significativos. A média dos homozigotos 'm' apresentam os maiores coeficiente de determinação e que mais explicam as características em análise: APL (87,56%); AIPR (85,14%); CP (93,22%) e LMFL (97,27%), indicando que há possibilidade de obtenção de genótipos homozigóticos superiores a partir de seleção na população F_2 e que os ganhos nos ciclos de seleção serão satisfatórios, para as características APL e AIPFR o componente de natureza aditiva é um dos mais importantes e com maiores contribuições facilitando a identificação de genótipos de interesse.

O modelo aditivo-dominante explica satisfatoriamente a herança das características APL e AIPFR, pela não ocorrência de epistasia e apresentar interação alélica aditiva, de forma que o melhorista tende a optar para estratégias de seleção. Efeito genético aditivo também foi observado por Rocha *et al.* (2009) para comprimento do pendúnculo em feijão-caupi. O efeito aditivo é de grande importância à tendência das médias das gerações de retrocruzamento ser mais parecida como genitor recorrente, isso implica que retrocruzamentos repetidos e seleção podem aumentar ou diminuir a característica explorada, de acordo com o genótipo recorrente (ZEWDIE; BOSLAND, 2000). De acordo com Marame *et al.* (2009), a fixação de alelos favoráveis aditivos dentro de locus pode-se realizar a partir da seleção dos genótipos em gerações.

Os componentes "a" que estimam a medida dos efeitos aditivos de todos os genes que controlam o caráter, apresentaram estimativa em APL e AIPFR negativa, em função de ter sido utilizado como P_1 o genitor BSA que apresenta os menores valores quando comparado com o P_2 GPC (Tabela 3; Tabela 4).

Os efeitos de dominância mesmo sendo significativos para as características APL e AIPFR apresentam os menores valores para coeficiente de determinação: APL (0,94%) e AIPFR (3,84%). Assim, favorece a seleção de genótipos com classe fenotípica de interesse mantendo-a em gerações futuras, uma vez que a dominância

apresenta baixa representatividade. Esses resultados sugerem que as duas características podem ser facilmente exploradas de forma apropriada para o melhoramento genético, considerando-se que a obtenção de plantas com menor arquitetura pode facilitar diretamente a colheita dos frutos.

A redução da altura da inserção do primeiro fruto reveste-se de grande importância econômica porque permite uma maior longevidade de colheita e, conseqüentemente, uma maior produção por planta, permitindo a exploração de ciclos mais avançados do mamoeiro (DANTAS; LIMA, 2001; LIM; HAWA, 2007). A seleção de cultivares do grupo “Solo” para as condições de cultivo da região Norte do Espírito Santo foi estabelecido: altura das primeiras flores inferior a 70 cm, nos meses de inverno, e alturas de até 90 cm nos meses de verão (MARIN *et al.*, 1989).

As contribuições dos efeitos de dominância ‘d’: CP (6,09%) e LMFL (2,08%), são superiores aos efeitos aditivos ‘a’. Considerando a não ocorrência da epistasia, as estratégias que tendem a apresentar mais eficiência no melhoramento para tais características são as que envolvem hibridações.

Observou-se ainda que as características APL e AIPFR apresentam uma correlação de Pearson relativamente elevada de 0,79 (Tabela 5), indicando que ao selecionar genótipos com classes fenotípicas definidas para tais características, estes terão um maior número de alelos efetivos e com baixa interferência do efeito de dominância facilitando a seleção de novas cultivares. O mesmo não ocorre para as demais características em estudo, como as plantas que apresentam o menor CP não necessariamente apresentam as menores LMFL, APL e AIPFR e devem ser trabalhadas e selecionadas individualmente com critérios para obtenção de sucesso em melhoramento.

Tabela 5 - Matriz de correlação de Pearson entre as características em estudo obtidas a partir de plantas da geração F₂ de mamoeiro (*Carica papaya* L.) provenientes do cruzamento das linhagens 'Baixinho de Santa Amália' x 'Golden Peciolo Curto'

	APL	AIPFR	CP	LMFL
APL	1			
AIPFR	0,79	1		
CP	0,07	0,18	1	
LMFL	0,21	0,37	0,39	1

APL = altura da planta (cm); AIPFR = altura de inserção primeiro fruto (cm);
LMFL = largura máxima da folha.

Na F_2 foi constatado fenótipos segregantes para todas as características em estudo, indicando possível sucesso para exploração de novas cultivares a serem trabalhados e incorporados em programas de melhoramento que visem a arquitetura de planta de forma a facilitar a colheita, cultivo em ambiente protegido e adensamento de plantio.

4. CONCLUSÕES

Foram obtidos fenótipos segregantes para todas as características avaliadas, sendo de grande importância para o programa de melhoramento de mamoeiro que visam obter novas cultivares.

O modelo aditivo-dominante explica satisfatoriamente a herança das características APL, AIPFR, CP e LMFL, portanto, a não ocorrência de epistasia, e com interação alélica aditiva e de dominância parcial para APL e AIPFR, o melhorista vai optar para estratégias de seleção e, para as características: CP e LMFL, as estratégias que tendem a apresentar mais eficiência no melhoramento são as que envolvem hibridações.

5. REFERÊNCIAS

- ALONSO, M.; TORNET, Y.; RAMOS, R.; FARRÉS, E.; CASTRO, J.; RODRÍGUEZ, M. C. Evaluación de tres cultivares de papaya del grupo solo basada em caracteres de crecimiento y productividad. **Cultivos Tropicales**. La Habana, v. 29, n. 2, 2008, p. 59-64.
- BALDISSERA, J. N. C.; VALENTINI, G.; COAN, M. M. D.; GUIDOLIN, A. F.; COIMBRA, J. L. M. Fatores genéticos relacionados com a herança em populações de plantas autógamas. **Revista de Ciências Agroveterinárias**. Lages, v. 13, n. 2, p. 181-189, 2014.
- BNEJDI, F.; SAADOUN, M.; ALLAGUI, M. B.; GAZZAH, M. E. L. 2009. Epistasis and heritability of resistance to *Phytophthora nicotianae* in pepper (*Capsicum annuum* L.). **Euphytica**. v. 167, p. 39-44, 2009.
- CARDOSO, D. L.; SILVA, R. F.; PEREIRA, M. G. VIANA, A. P.; ARAÚJO, E. F. Diversidade genética e parâmetros genéticos relacionados à qualidade fisiológica de sementes em germoplasma de mamoeiro. **Revista Ceres**, Viçosa, v. 56, n. 5, p. 572-579, 2009.
- CATTANEO, L. F. **Avaliação da divergência genética e análise de gerações em mamoeiro (*Carica papaya* L.)**. 2001. Tese (Doutorado em Produção Vegetal), Universidade Estadual do Norte Fluminense, Campos dos Goytacazes. 2001.
- COSTA, A. N.; COSTA, A. F. S. 2013. FERREGUETTI, G. A. **Manejo da fertilidade do solo e da nutrição do mamoeiro**. Informe Agropecuário 34: p. 38-47.
- CRUZ, C. D. **Princípios de genética quantitativa**. Viçosa: Editora UFV. 2012, 394p.
- CRUZ, C. D. **Programa GENES: biometria**. Viçosa: Editora UFV, 2006. 382p.
- CRUZ, C. D.; REGAZZI, A. J.; CARNEIRO, P. C. S. **Modelos biométricos aplicados ao melhoramento genético**. 4 ed. Viçosa: UFV, v. 1, 2012, 480p.
- CRUZ, C.D. Genes Software – extended and integrated with the R, Matlab and Selegen. **Acta Scientiarum. Agronomy, Maringá**, v. 38, n. 4, p. 547-552, 2016.
- DANTAS, J. L. L.; LIMA, J. F. Seleção e recomendação de variedades de mamoeiro – avaliação de linhagens e híbridos. **Revista Brasileira de Fruticultura**, v. 23, p. 617-621, 2001.
- DIAS, N. L. P.; OLIVEIRA, E. J.; DANTAS, J. L. L. Avaliação de genótipos de mamoeiro com uso de descritores agrônômicos e estimação de parâmetros genéticos. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 46, n. 11, p. 1471-1479, 2011.

FOOD AND AGRICULTURE ORGANIZATION OF THE UNITED NATIONS – FAO. **The agricultural production**. 2016. Disponível em: <<http://www.faostat.org>>. Acesso em: 26 jan. 2018.

HAYMAN, B. I. The separation of epistatic from additive and dominance variation in generation means. **Heredity**, Edinburg, n. 12, p. 271-290, 1958.

IBGE. SIDRA. **Banco de dados agregados: culturas permanentes - Mamão**. 2016. Disponível em: <<http://www.sidra.ibge.gov.br>> Acesso em: 24 jan. 2018.

KARUNAKARAN, G.; RAVISHANKAR, H.; DINESH, M. R. Genetical studies in papaya (*Carica papaya* L.). **Acta Horticulturae**, v.851, p. 103-108, 2010.

KHAN, N. U.; HASSAN, G.; MARWAT, K. B.; TULLAH, F.; FARHATULLAH; KUMBHAR, M. B.; PARVEEN, A.; AIMAN, U. E.; KHAN, M. Z.; SOOMRO, Z. A. 2009. Diallel analysis of some quantitative traits in *Gossypium hirsutum* L. **Pakistan Journal of Botanic**, v. 41, n. 06, p. 3009-3022.

LIM, L. S.; HAWA, J. S. Earliness in flowering and dwarfism in relation to internode length and tree height in papaya (*Carica papaya* L.). **Acta Horticulturae**, v. 740, p. 103-108, 2007.

LOBO, V. L. S.; GIORDANO, L. B.; LOPES, C. A. Herança da resistência à mancha bacteriana em tomate. **Fitopatologia Brasileira**, Brasília, v. 30, p. 343-349, 2005.

MARAME, F.; DESALEGNE, L.; FININSA, C.; SIGVALD, D. Genetic analysis for some plant and fruit traits, and its implication for a breeding program of hot pepper (*Capsicum annum* var. *annum* L.). **Hereditas**, v. 146, p. 131-140, 2009.

MARIN, S. L. D.; GOMES, J. A.; ALVES, F. L. **Introdução, avaliação e seleção do mamoeiro cv. Improved Sunrise Solo Line 72/12 no Estado do Espírito Santo**. Vitória: EMCAPA, 1989, 13 p. (EMCAPA, Documentos, 59).

NAHAR, K.; DEB, A. C.; SAMAD, M. A.; KHALEQUE, M. A. Genetic study of some agronomical traits through single cross analysis in blackgram [*Vigna mungo* (L.) Hepper]. **Int. J. Sustain. Crop Prod.**, v. 5, n. 3, p. 22-28, 2010. ISSN-1991-3036

OLIVEIRA, E. J.; SANTOS, V. S.; LIMA, D. S.; MACHADO, M. D.; LUCENA, R. S.; MOTTA, T. B.N.; CASTELLEN, M. S. Seleção em progênies de maracujazeiro amarelo com base em índices multivariados. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 43, p. 1543-1549, 2008.

PASTOR, M. C. R.; RODRIGO, M. G. L.; SÁNCHEZ, C. L. S. Behavior of papaya cultivars Sunset, Sunrise and genotypes of 'Baixinho de Santa Amalia' and BH- 65 in the south of Tenerife island. **Revista Brasileira de Fruticultura**, Jaboticabal. v. 32, n. 4, 2010.

QUINTAL, S. S. R.; VIANA, A. P.; GONÇALVES, L. S. A.; PEREIRA, M. G.; JÚNIOR AMARAL, A. T. Divergência genética entre acessos de mamoeiro por meio de

variáveis morfoagronômicas. **Semina: Ciência Agrárias**, Londrina, v.33, n. 1, p. 131-142, 2012.

RAMALHO, M. A. P.; ABREU, A. de F. B.; SANTOS, J. B. dos; NUNES, J. A. R. **Aplicações da genética quantitativa no melhoramento de autógamas**. Lavras: UFLA, 2012. 522 p.

RAMOS, H. C.; PEREIRA, M. G.; GONCALVES, L. S. A.; Amaral Júnior, A. T.; SCAPIM, C. A. Comparison of multiallelic distances for the quantification of genetic diversity in the papaya. **Acta Scientiarum**. Agronomy (Impresso), v. 33, p. 59-66, 2011.

RAMOS, H. C.; PEREIRA, M. G.; SILVA, F. F.; GONCALVES, L. S. A.; PINTO, F. O.; SOUZA FILHO, G. A.; PEREIRA, T. N. S. Genetic characterization of papaya plants (*Carica papaya* L.) derived from the first backcross generation. **Genetics and Molecular Research**, v. 10, p. 393-403, 2011a.

RÊGO, E. R.; RÊGO, M. M.; FINGER, F. L.; CRUZ, C. D.; CASALI, V. W. D. A diallel study of yield components and fruit quality in chilli pepper (*Capsicum baccatum*). **Euphytica**, v. 168, p. 275-287, 2009.

ROCHA, M. M.; CARVALHO, K. J. M.; FREIRE, F. R. F.; LOPES, A. C. A.; GOMES, R. L. F.; SOUSA, I. S. Controle genético do comprimento do pendúnculo em feijão-cupi. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 44, n. 3, p. 270-275, 2009.

SAMPAIO, P. T. B.; RESENDE, M. D.V.; ARAÚJO, A. J. Estimativas de parâmetros genéticos e métodos de seleção para o melhoramento genético de *Pinus oocarpa* Schiede. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 37, p. 625-636, 2002.

SANTOS, R. M. C.; RÊGO, E. R.; BORÉM, A.; NASCIMENTO, M. F.; NASCIMENTO, N. F. F.; FINGER, F. L.; RÊGO, M. M. Epistasis and inheritance of plant habit and fruit quality traits in ornamental pepper (*Capsicum annuum* L.). **Genetics and Molecular Research**, v. 13, n. 4, p. 8876-8887, 2014.

SAHA, M.; PHATAK, A.; CHANDRA, N. "Somatic embryogenesis in different varieties of *carica papaya* L." **Journal of Cell and Tissue Research**, v. 4, n., p. 143, 2004.

SCHMILDT, E. R.; CRUZ, C. D.; AMARAL, J. A. T.; CAVATTE, P. C.; NASCIMENTO, A. L. Delineamento genético: análise de gerações. In: FERREIRA, A.; PARTELLI, F. L.; AMARAL, J. A. T.; DALVI, L. P.; CALDEIRA, M. V. W.; COELHO, R. I. **Tópicos especiais em genética e melhoramento**. Visconde do Rio Branco: Suprema, 2016. p. 115-129.

SCHUELTER, A. R.; PEREIRA, M. G.; AMARAL JÚNIOR, A. T.; CASALI, V. W. D.; SCAPIM, C. A.; BARROS, W. S.; FINGER, F. L. Genetic control of agronomically important traits of pepper fruits analyzed by Hayman's partial diallel cross scheme. **Genetics and Molecular Research**. v.9, p. 113-127, 2010.

SILVA, F. F.; PEREIRA, M. G.; RAMOS, H. C.; DAMASCENO JUNIOR, P. C.; PEREIRA, T. N. S.; GABRIEL, A. P. C.; VIANA, A. P.; FERREGUETTI, G. A. Selection and estimation of genetic gain in segregating generations of papaya. **Crop Breeding and Applied Biotechnology**, v. 8, p. 1-8, 2008.

SILVA, C. A.; NASCIMENTO, A. L.; FERREIRA, J. P.; SCHMILDT, O.; MALIKOUSKI, R. G.; ALEXANDRE, R. S.; FERREGUETTI, G. A.; SCHMILDT, E. R. Genetic diversity among papaya accessions. **African Journal of Agricultural Research**, v. 12, n. 23, p. 2041-2048, 2017.

SILVA, F. F.; PEREIRA, M. G.; RAMOS, H. C. C.; DAMASCENO JUNIOR, P. C.; PEREIRA, T. N. S.; GABRIEL, A. P. C.; VIANA, A. P.; FERREGUETTI, G. A. Selection and estimation of the genetic gain in segregating generations of papaya (*Carica papaya* L.). **Crop Breeding and Applied Biotechnology**, v.8, p.1-8, 2008b.

SILVA, F. S.; PEREIRA, M. G.; RAMOS, H. C. C.; DAMASCENO JUNIOR, P. C.; PEREIRA, T. N. S.; VIANA, A. P., DAHER, R. F.; FERREGUETTI, G. A. Estimation of genetic parameters related to morphoagronomic and fruit quality traits of papaya. **Crop Breeding and Applied Biotechnology**, v. 8, p. 65-73, 2008.

SINGH, R. P.; SINGH, S. Estimation of genetic parameters through generation mean analysis in bread wheat. **Indian Journal of Genetics and Plant Breeding**, New Delhi, v. 52, p. 369-375, 1992.

WARNER, J.N. A method for estimating heritability. **Agronomy Journal**, n. 44, p. 427-430, 1952.

WRIGHT, S. **Evolution and the genetics of populations**: genetic and Biometric Foundation. Chicago: The University of Chicago Press, v. 1, 1968, 469p.

WRIGHT, S. The results of crosses between inbred strains of Guinea pigs, differing in number of digits. **Genetics**, v.19, p.537-551, 1934.

ZEWDIE, Y.; BOSLAND, P. Capsaicinoid inheritance in an interspecific hybridization of *Capsicum annuum* 9 *C. chinense*. **Journal of the American Society for Horticultural Science**, n. 4, v. 125, p. 448-453, 2000.

CAPÍTULO III

Inheritance of leaf color in papaya

**Nas normas da revista “Crop Breeding and applied Biotechnology”*

Adriel Lima Nascimento¹, Omar Schmildt², Geraldo Antônio Ferreguetti³, Willian Krause⁴, Rodrigo Sobreira Alexandre⁵, Edilson Romais Schmildt², Paulo Cézar Cavatte¹, and José Augusto Teixeira do Amaral¹

¹Programa de Pós-Graduação em Genética e Melhoramento da Universidade Federal do Espírito Santo, Alto Universitário, s/n, CEP 29.500-000, Alegre, ES, Brasil.

²Departamento de Ciências Agrárias e Biológicas da Universidade Federal do Espírito Santo, Rodovia BR 101 Norte, km 60, Bairro Litorâneo, CEP: 29.932-540, São Mateus, ES, Brasil.

³Caliman Agrícola S/A, Rodovia BR 101, km 111, Caixa Postal 52, CEP: 29.900-970, Linhares, ES, Brasil.

⁴Departamento de Agronomia, Universidade Estadual do Estado de Mato Grosso, MT-358, km 7, Jardim Aeroporto, CEP: 78.300-000, Tagará da Serra, MT, Brasil.

⁵Departamento de Ciências Florestais e da Madeira, Universidade Federal do Espírito Santo, Avenida Governador Lindemberg, 316, Bairro Centro, 29.550-000, Jerônimo Monteiro, ES, Brasil.

ABSTRACT: One major bottleneck to the expansion of the papaya crop that has gained attention is the occurrence of the physiological disturbance that reduces the quality of fruits. Studies on genotypes of light green color have become important to find strategies of tolerance to the physiological disorder skin freckle. Understanding the inheritance of

qualitative traits is crucial to selection and prediction of behavior of segregating generations. In this context, we aimed to determine the inheritance of the qualitative trait leaf color in segregating generations of crosses between the dark green cultivar 'Baixinho de Santa Amália' (BSA) and the light green cultivar 'Golden Pecíolo Curto' (GPC). Inheritance was determined based on Mendelian genetics, by evaluating the phenotypic proportions in the analysis of the generations P_1 (BSA), P_2 (GPC), F_1 , F_2 , BC_1 , BC_2 , BC_{2r} , and $F_{2:3}$. The inheritance of light green in the papaya leaves is due to double recessive epistasis.

Keywords: *Carica papaya* L., plant breeding, genetic variability.

1. INTRODUCTION

Papaya (*Carica papaya* L.) is native to Central America or, more precisely, southern Mexico and Costa Rica (Chen et al. 1991). It is one of the most important tropical fruits in the global scenario and finds in Brazil favorable climatic conditions for its commercial exploitation, becoming one of the leading world producing countries of papaya (FAO 2015). The states with the largest productions in 2015 were Bahia, Espírito Santo, Ceará, Minas Gerais, and Rio Grande do Norte (IBGE 2015).

In Brazil, papaya cultivation is based on a narrow genetic base (Kim et al., 2002), with the commercial orchards mostly consisting of cultivars of the “Solo” group, with approximately 80% of the area planted with the cultivars 'Golden' and 'Sunrise Solo', commercially known as papaya or Hawaii papaya (Ruggiero et al. 2010, Serrano and Cataneo 2010). Ruggiero et al. (2011) pointed out that these cultivars are intended for export and the domestic market.

The search for new promising genotypes is crucial for the improvement of the crop. Initially, the knowledge about the genetic diversity directs the exploitation of the existing variability to be used in papaya breeding aiming at new genotypes (Cardoso et al. 2009).

The diversity among accesses of germplasm banks such as Caliman Agricola SA in Linhares - ES has been studied by other authors (Barbosa et al. 2011, Quintal et al. 2012), and contrasting phenotypes for the qualitative trait leaf color were confirmed by different chlorophyll contents, including 'Baixinho de Santa Amália' (BSA) with dark green color and 'Golden Pecíolo Curto' (GPC) with light green color (Silva et al. 2017).

Studies with analysis of generations are scarce, and few qualitative traits of papaya have been studied to determine the genetic control (Costa et al. 2013). Qualitative traits usually have oligogenic inheritance, that is, they are controlled by few genes and are little influenced by the environment, which allow them to be exploited in a breeding program using

hybridization. The expression of traits governed by few genes of greater effect have been shown to be important in breeding programs of several crops, mainly on the resistance response of plants to some diseases (Alzate-marin et al. 2005, Vijayalakshmi et al. 2005).

Studies aiming at obtaining genotypes with light green color considered as "Golden type" have been carried out because these types have tolerance to the physiological disorder known as skin freckle (Oliveira and Vitoria 2011, Pinto et al. 2013, Pinto et al. 2013b). Freckle on papaya has caused great losses to export market, which is much more demanding with regard to the *external* appearance of the fruits, therefore relevant for a crop improvement program and studied by several authors (Campostrini et al. 2005, Gomes Filho et al. 2006, Gomes Filho et al. 2007, Kaiser et al. 1996).

In a study with papaya comparing the genotypes UENF/Caliman, 'JS12', 'Golden', 'Sunrise Solo 72/12', and Tainung, Torres Netto et al. (2009) highlighted that cv. 'Golden', for its light green color, was the only one not showing a decrease in photosynthetic rate at 8:00 a.m. compared with 12 noon. This behavior is known as absence of midday depression of photosynthesis. The color may have contributed to increase the reflectance of this organ and the temperature of the leaf may have not risen greatly (Baurele et al. 2004). Exploiting the light green color in papaya breeding may favor the development of genotypes for regions with high temperatures, since such genotypes tend to reduce leaf temperature, have greater stomatal conductance and higher net photosynthetic rate at warmer times.

Understanding the inheritance of leaf color is crucial to breeding programs, guiding the release of new cultivars and favoring research strategies to avoid consuming time with inefficient strategies. The understanding of the nature and magnitude of the gene effects that control a given trait is of fundamental importance in the selection and prediction of the behavior of segregating and hybrid generations (Cruz et al. 2014).

In this context, we aimed to analyze the inheritance of the qualitative trait leaf color in the cross between 'Baixinho de Santa Amália' (BSA) and 'Golden Pecíolo Curto' (GPC).

2. MATERIAL AND METHODS

The study of the oligogenic inheritance requires some steps to be followed. The contrasting parents for the trait leaf color selected were the lines BSA with leaves with dark green color and GPC with light green color. These genotypes from potentially inbred populations that make up the germplasm bank of Caliman Agrícola S.A. were maintained in more than eight consecutive self-fertilizations and had their morphoagronomic traits described by Silva et al. (2017).

The experiment was carried out at Santa Teresinha Farm belonging to Caliman Agrícola SA, in the municipality of Linhares, Espírito Santo, between February 2012 and December 2014 (Figure 1).

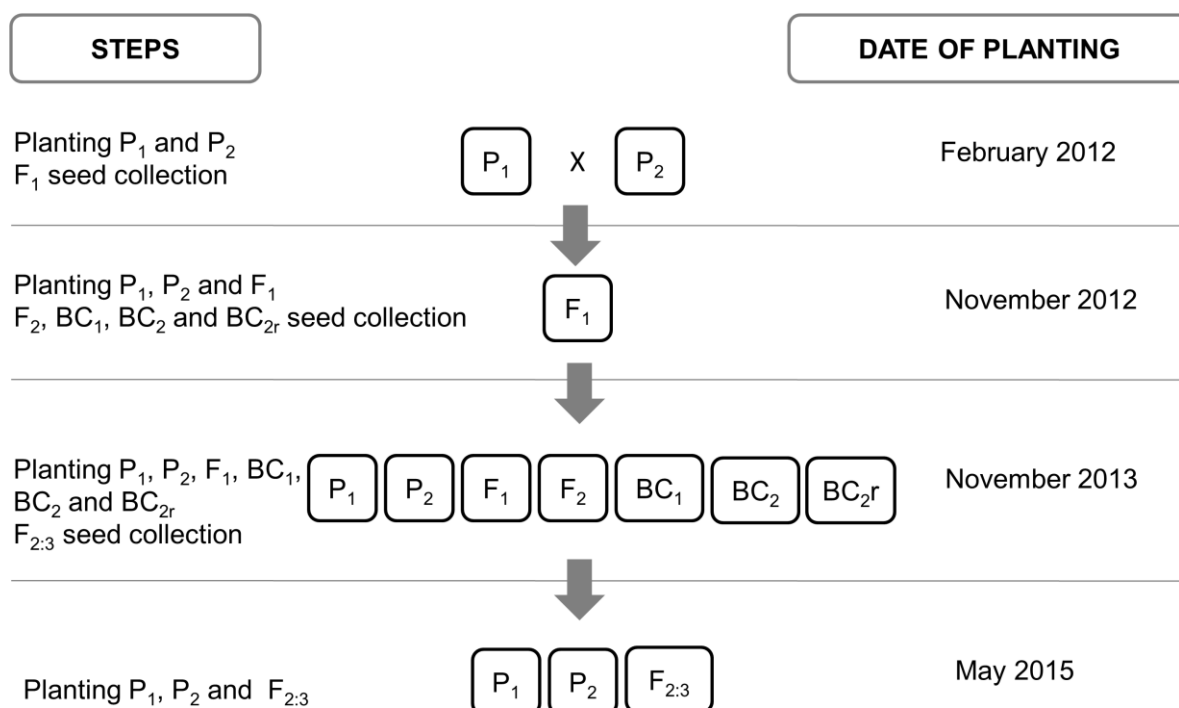


Figure 1 - Planting schedule and seed collection of the study generations from the cross 'Baixinho de Santa Amália' (P_1) x 'Golden Pecíolo Curto' (P_2).

The study of the inheritance of leaf color in papaya was carried out by analysis of the generations: P_1 (BSA); P_2 (GPC); F_1 ; F_2 ; BC_1 ; BC_2 ; BC_{2r} (BC_2 reciprocal), and $F_{2:3}$. In February 2012, the first planting of the parents was carried out, after eight months CPG was used as a pollen donor for BSA to produce the F_1 population. Once obtained, the seeds were sown in November 2012, together with the parents to produce the populations F_2 ; BC_1 ; BC_2 ; BC_{2r} and replenish P_1 , P_2 , and F_1 seeds in 2013.

The F_1 generation was *self-fertilized* to produce the F_2 generation. Backcrossing was done as follows: BC_1 obtained by crossing BSA, as female parent, and F_1 , as male parent; BC_2 by crossing GPC, as female parent, and F_1 , as male parent; and BC_{2r} by crossing F_1 , as the female parent, and GPC, as the male parent. The reciprocal cross was performed to examine possible maternal control for the trait under study.

The seeds of all generations were planted in the field in November 2013. All hermaphroditic plants were evaluated: 16 of parent P_1 ; 16 of parent P_2 ; 23 of generation F_1 to evaluate the environmental effect; 168 of generation F_2 ; 41 of BC_1 ; 55 of BC_2 ; and 54 of BC_{2r} .

In generation F_2 , seven genotypes of different colors were selected: dark green (5, 7, 8 and 9) and light green (1, 2 and 4) leaves, which were crossed and self-fertilized to obtain the generation $F_{2:3}$ (generation F_3 derived from of the F_2 selected). The self-fertilized plants 1, 5, 7 and 9 and the three 2x1, 2x4 and 8x7 crosses were planted in the field in May 2015. The evaluations were performed in the hermaphroditic plants of each treatment of the $F_{2:3}$ generation (15, 28, 26, 36, 31, 32, and 26 hermaphroditic plants) to confirm the phenotypic segregation and genetic control of the trait based on Mendelian laws.

Manual pollination was performed by transferring the pollen from a hermaphroditic plant to the stigma of a female plant. The hermaphroditic plants that carried out natural

pollination were used for the self-fertilization. All procedures were performed before anthesis, preventing pollinations from other plants. The flowers were marked and protected with paper bags. All populations were obtained in the field, taking every care to guarantee safety and reliability of the work.

The experiment was carried out with one hermaphroditic plant per hole at between-row spacing of 3.6 m and within-row spacing of 1.5 m, following cultural practices recommended for the crop (Costa and Costa 2013).

The analysis of the inheritance of the qualitative trait was based on the Mendelian laws, where the phenotypic proportions in F₂, backcross and subsequent generations were evaluated. This procedure was carried out because leaf color in the segregating generations was divided into two classes (dark green and light green), in the same pattern presented by the parents BSA (dark green) and GPC (light green).

Plant phenotypes were analyzed at 300 days after planting, when the plants were clearly distinguished between dark green and light green. The description of each phenotype was confirmed by the chlorophyll content index (CCI ITC) quantified with a portable chlorophyll meter ClorofiLOG[®] CFL 1030, according to manufacturer's instructions (Falker 2008). The leaf color variability in papaya was confirmed with the CCI and analyzed for the physiological characteristics according to Castro et al. (2011), who observed that the light green color of the 'Golden' papaya leaves could be confirmed by the lower CCI values.

The analysis of the color, with discrete distribution, was carried out by the genetic hypothesis test that allows, with a margin of error, the determination of the predominant segregation pattern that, according to Liu (1997), one finds whether it is governed by one, two, or more genes and the predominant type of interaction. The chi-square test has been shown to be of practical and efficient use for testing the hypotheses of segregation patterns,

because it considers the deviations between expected and observed values and the number evaluated (Schuster and Cruz 2004).

Chi-square test (χ^2) to verify the ratio of segregation in all populations with its particularities is given by:

$$\chi^2 = \sum_{i=1}^n \left[\frac{(\text{Obs}_i - \text{Esp}_i)^2}{\text{Esp}_i} \right]$$

where:

χ^2 is the calculated chi-square value;

Obs_i and Esp_i are the observed and expected values for the i^{th} phenotypic class ($i = 1, 2, \dots n$), respectively.

3. RESULTS AND DISCUSSION

Table 1 shows the phenotypic frequencies. The BSA parent, of dark green leaf color, had a mean CCI of 58.50 ± 2.32 and the GPC parent, light green color, had CCI of 47.19 ± 2.86 . The F_1 generation showed all plants of dark green color, indicating that the light green color is controlled by recessive gene(s).

Table 1 - Summary of frequencies observed, chi-square test, and genotypes suggested for the seven generations in the study of leaf color in papaya in the analysis of generations with plants evaluated at 300 days after planting

Generation	Frequency of phenotype observed		CCI ^{1/}	H ₀ hypothesis	χ^2	Genotype suggested	
	Dark green	Light green				Dark green	Light green
BSA	16	0	58.50 ± 2.32			AABB	
GPC	0	16	47.19 ± 2.86				aabb
F_1	23	0				AaBb	
							1AAbb
F_2	89	79		9 Dark green: 7 Light green	0.732 ^{ns}	1AABB; 2AABb; 2AaBB; 4AaBb	; 2Aabb; 1aaBB; 2aaBb; 1aabb
						1AABB; 1AABb; 1AaBB; 1AaBb	
RC ₁	41	0					
							1Aabb; 1aaBb; 1aabb
RC ₂	14	41		1 Dark green: 3 Light green	0.006 ^{ns}	1 AaBb	
RC _{2r}	15	39		1 Dark green: 3 Light green	0.223 ^{ns}	1 AaBb	1Aabb; 1aaBb; 1aabb

^{1/} CCI - chlorophyll content index measured with a portable chlorophyll meter \pm standard deviation

$$\chi^2_{(tab;5\%;1gl)} = 3.84$$

Lee (1988), in a study with grape, reported that the chlorophyll content varies greatly between species, as well as between genotypes of the same species. This variability was also found in papaya and is likely to be explored in breeding programs, with its physiological aspect being studied by several authors (Castro et al. 2011, Torres Netto et al. 2002).

Castro et al. (2014) found that papaya genotypes with different leaf colors ('Golden': light green; 'Sunrise Solo': dark green) had the CCIs related to total chlorophyll concentrations, quantified by a destructive method. The cv. 'Golden' partitioned less nitrogen for chlorophyll synthesis with a lower concentration of nitrogen in the leaves when compared with 'Sunrise Solo', which explained much of the light green color, noting that 'Sunrise Solo' was more sensitive to PSII (photosystem II) damage when nitrogen was limiting.

In the F_2 generation, the segregation for the color trait was 9 dark green: 7 light green ($\chi^2 = 0.732^{ns}$), indicating digenic inheritance with double recessive epistasis (Griffiths et al. 2012, Phillips 2008, Ramalho et al. 2012). This result shows that the dark green color is controlled by at least one dominant allele, simultaneously in the two loci. The light green color includes genotypes with dominant allele in only one of the loci and the genotype with double recessive alleles.

The dark green color of all plants in BC_1 indicates that the genotypes of this generation have at least one dominant allele in each locus. In the adjustment to the proportion of 1 dark green: 3 light green in BC_2 ($\chi^2 = 0.006^{ns}$), the dark green color is represented by the genotype with both loci in heterozygosity, while the color of the light green plants is controlled by a locus with both alleles recessive. The BC_{2r} generation had plants in the proportion of 1 dark green: 3 light green, indicating absence of maternal effects in the expression of the trait leaf color.

The genotypes suggested in each generation are shown in Table 1, with the dark green color showing at least one dominant allele for each locus (AABB; AaBb; AABb; AaBB) and light green with at least one locus with all alleles recessive (AAbb; Aabb; aaBB; aaBb; aabb).

Cassetari et al. (2015) reported in lettuce different shades of green and a relative number of deleterious mutants that have been genetically identified and all have shown that the reduction in green color (chlorophyll) corresponds to recessive alleles.

The phenotypic frequencies of $F_{2:3}$ are shown in Table 2. Four genotypes selected in F_2 (1, 5, 7, and 9) were self-fertilized. In the self-fertilization of genotype 1 with light green phenotype, all offspring had light green color (45.74 ± 2.41 CCI) as they had at least one locus in recessive homozygosity, when compared to genotype 9 of dark green color, all of their offspring had dark green color (58.97 ± 3.83 CCI), indicating that their genotype has all alleles dominant.

Table 2 - Summary of frequencies observed, chi-square test, and genotypes suggested in generation F_{2:3} for the seven genotypes and crosses selected in F₂ in the study of leaf color in papaya at 300 days after planting

F ₂ genotype	F ₂ genotype suggested	Frequency of phenotype observed F _{2:3}		CCI ^{1/}	H ₀ hypothesis	χ^2	Genótipos da F _{2:3}
		Dark green (DG)	Light green (LG)				
1 ^{2/}	AAbb	0	15	45.74 ± 2.41	-	-	AAbb
	Aabb						1AAbb:2Aabb:1aabb
	aaBB						aaBB
	aaBb						1aaBB:2aaBb:1aabb
	aabb						aabb
5 ^{2/}	AABB	21	6	DG = 60.28 ± 2.59	3 DG: 1 LG	0.111 ^{ns}	1AABB:2AABb:1AAbb
	AaBB			LG = 45.57 ± 2.45			1AABB:2AaBB:1aaBB
7 ^{2/}	AABb	18	8	DG = 60.84 ± 3.64	3 DG: 1 LG	0.4615 ^{ns}	1AABB:2AABb:1AAbb
	AaBB			LG = 45.88 ± 2.55			1AABB:2AaBB:1aaBB
9 ^{2/}	AABB	36	0	58.97 ± 3.83	-	-	AABB
2 x 1 ^{3/}	AAbb x AAbb	0	31	46.69 ± 2.83	-	-	AAbb
	Aabb x Aabb						1AAbb:2Aabb:1aabb
	aaBB x aaBB						aaBB
	aaBb x aaBb						1aaBB:2aaBb:1aabb
	aabb x aabb						aabb
2 x 4 ^{3/}	AAbb x AAbb	0	32	46.34 ± 2.80	-	-	AAbb
	Aabb x Aabb						1AAbb:2Aabb:1aabb
	aaBB x aaBB						aaBB
	aaBb x aaBb						1aaBB:2aaBb:1aabb
	aabb x aabb						aabb
8 x 7 ^{3/}	AaBB x AaBB	18	8	DG = 62.15 ± 2.75	3 DG: 1 LG	0.4615 ^{ns}	1AABB:2AaBB:1aaBB
	AABb x AABb			LG = 44.56 ± 1.00			1AABB:2AABb:1AAbb

^{1/} CCI - chlorophyll content index, measured with a portable chlorophyll meter ± standard deviation

^{2/} Hermaphroditic genotypes selected and self-fertilized in F₂ to produce the F_{2:3} generation

^{3/} Genotypes selected with the same traits of interest in F₂ and cross between female genotype and hermaphroditic genotype to produce generation F_{2:3}

$$\chi^2_{(tab;5\%;1gl)} = 3.84$$

The dark green genotypes 5 and 7 had offspring with segregation of 3 dark green: 1 light green (60.28 ± 2.59 and 45.57 ± 2.45 ; 60.84 ± 3.64 and 45.88 ± 2.55 CCI) ($\chi^2 = 0.111^{ns}$; 0.4615^{ns}) (Figure 2), indicating that genotypes 5 and 7 have one locus with all alleles dominant and the other locus with one allele dominant and one allele recessive.



Figure 2 - Difference in leaf color of papaya originated from self-fertilization of genotype 5 at 7 months after planting.

Genotypes 1, 2 and 4 of light green color, and 8 and 7 of dark green color gave rise to crosses (2x1, 2x4 and 8x7). For 2x1 and 2x4, we obtained all offspring of light green color, with means 46.69 ± 2.83 and 46.34 ± 2.80 CCI, respectively, indicating that all the parents have the same locus with two recessive alleles (AAbb or aaBB) and when crossing all their descendants, they present locus in recessive homozygosity, which controls the light green color. However, the cross between light-green parents with different loci with recessive alleles (AAbb x aaBB) would produce all offspring of dark green color, and therefore, after selection of the light green color genotype, self-fertilization favors the fixation of this trait. The segregation in the cross 8x7 was 3 dark green: 1 light green (62.15 ± 2.75 and $44.56 \pm$

1.00 CCI) $\chi^2 = 0.4615^{ns}$), showing that the two genotypes have the same locus with dominant alleles and a heterozygous locus.

The lowest means for the CCI variable were found for the genotypes with light green leaf of the cross 8x7 (44.56 ± 1.00), showing that all means were higher than 40, which is associated with high photosynthetic pigment values (chlorophylls a and b, and carotenoids) and nitrogen content in papaya leaves (Torres Netto et al. 2002).

Knowing the genetic control and the digenic inheritance with dual recessive epistasis, the possibility of incorporating the light green color into new commercial cultivars becomes an interesting prospect for the improvement of papaya in view of the studies to be carried out such as agricultural zoning, adaptability, and fruit quality regarding tolerance to skin freckle.

4. ACKNOWLEDGEMENTS

The authors would like to thank CNPq, CAPES, and FAPES for the financial support to this research and Caliman Agrícola S.A. for the technical support.

5. REFERENCES

- Alzate-Marin AL, Cervigni GDL, Moreira MA and Barros EG (2005) Seleção assistida por marcadores moleculares visando ao desenvolvimento de plantas resistentes a doenças, com ênfase em feijoeiro e soja. **Fitopatologia Brasileira** **30**: 333-342.
- Barbosa CD, Viana AP, Quinta SSR and Pereira MG (2011) Artificial neural network analysis of genetic diversity in *Carica papaya* L. **Crop Breeding and Applied Biotechnology** **11**: 224-231.
- Bauerle WL, Weston DJ, Bowdena JD, Dudley JB and Toler JE (2004). Leaf absorptance of photosynthetically active radiation in relation to chlorophyll meter estimates among woody plant species. **Scientia Horticulturae** **101**: 169-178.
- Campostrini E, Lima HC, Oliveira JG, Monnerart PH and Marinho CS (2005) Teores de Ca e variáveis meteorológicas: relações com a mancha fisiológica do mamão no norte fluminense. **Bragantia**. **64**: 601-613.
- Cardoso DL, Silva RF, Pereira MG, Viana AP and Araújo EF (2009) Diversidade genética e parâmetros genéticos relacionados à qualidade fisiológica de sementes em germoplasma de mamoeiro. **Revista Ceres** **56**: 572-579.
- Cassetari LS, Gomes MS, Santos DC, Santiago WD, Andrade J, Guimaraes AC, Souza JÁ, Cardoso MG, Maluf WR and Gomes LA (2015) β -Carotene and chlorophyll levels in cultivars and breeding lines of lettuce. **Acta Horticulturae** **1083**: 469-474.
- Castro FA, Campostrini E, Torres Netto A and Viana LH (2011) Relationship between photochemical efficiency (JIP-Test Parameters) and portable chlorophyll meter readings in papaya plants. **Brazilian Journal of Plant Physiology** **23**: 295-304.

- Castro FA, Campostrini E, Netto AT, Menezes AG, Ferraz TM and Glenn DM (2014) Portable chlorophyll meter (PCM-502) values are related to total chlorophyll concentration and photosynthetic capacity in papaya (*Carica papaya* L.). **Theoretical Experimental Plant Physiology 1**: 11-210.
- Chen MH, Chen CC, Wang DN and Chen FC (1991). Somatic embryogenesis and plant regeneration from immature embryos of *Carica papaya* x *Carica cauliflora* cultured in vitro. **Canadian Journal of Botany 69**: 1913-1918.
- Costa AFS, Dantas JLL, Pereira MG, Cattaneo LF and Moreira SO (2013) Botânica, melhoramento e variedades. **Informe Agropecuário 34**: 14-24.
- Costa NA, Costa AFS and Ferregueti GA (2013) Manejo da fertilidade do solo e da nutrição do mamoeiro. **Informe Agropecuário. 34**: 38-47.
- Cruz CD, Carneiro PCS and Regazzi AJ (2014) **Modelos biométricos aplicados ao melhoramento genético**. Viçosa:UFV, 668p.
- FALKER AUTOMAÇÃO AGRÍCOLA Ltda (2008) **Manual do medidor eletrônico de teor clorofila (ClorofiLOG/CFL 1030)**. Falker Automação Agrícola, 10p.
- FAOSTAT Food and Agriculture Organization of the United Nations Database. **The agricultural production**. Available at: <<http://www.apps.fao.org>>. Accessed on Jun.20, 2017.
- Gomes Filho A, Oliveira JG, Viana AP, Damasceno Júnior PC and Pereira MG (2006) Validação do método das notas para quantificação da incidência da mancha fisiológica do mamão através do uso de imagens digitais. **Revista Brasileira de Fruticultura. 28**: 365-368.

- Gomes Filho A, Oliveira JG, Viana AP, Damasceno Júnior PC and Pereira MG (2007) Lâminas de irrigação e coberturas do solo sobre a incidência da mancha fisiológica e produtividade do mamão 'Golden'. **Ciência Rural** **37**: 1.654-1.660.
- Griffiths AJF, Wessler SR, Carroll S and Doebley J (2012) **An introduction to genetic analysis**. New York, 58p.
- IBGE – Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística. **Banco de dados agregados: culturas permanentes: mamão**. Available at: <<https://sidra.ibge.gov.br/tabela/5457#resultado>> Accessed on Mai. 20, 2015.
- Jesus ON, Freitas JPX, Dantas JLL and Oliveira EJ (2013) Use of morpho-agronomic traits and DNA profiling for classification of genetic diversity in papaya. **Genetics and Molecular Research** **12**: 6646-6663.
- Kaiser C, Allan P, White BJ and Dehrmann FM (1996) Some morphological aspects of freckle on papaya (*Carica papaya* L.) fruit. **Journal of South African Society Horticulturae** **6**:37-40.
- Kim MS, Moore PH, Zee F, Fitch MMM, Steiger D, Manshardt R, Paull R, Drew R, Sekioka T and Ming R (2002) Genetic diversity of *Carica papaya* as revealed by AFLP markers. **Genome** **45**: 503-512.
- Lee DW (1988) Simulating forest shade to study the development ecology of tropical plants: juvenile growth in three vines in India. **Journal of Tropical Ecology** **4**: 281-292.
- Liu BH (1997) **Statistical Genomics: linkage mapping and QTL analys**. Boca raton, Florida, USA: CRC Press, 119p.

- Oliveira JG and Vitoria AP (2011) Papaya: nutritional and pharmacological characterization, and quality loss due to physiological disorders. An overview. **Food Research International** **44**: 1306-1313.
- Phillips PC (2008) Epistasis – the essential role of gene interactions in the structure and evolution of genetic systems. **Nature Review Genetics** **9**:855–867.
- Pinto FO, Pereira MG, Luz LN, Cardoso DL, Ramos HCC and Macedo CMP (2013a) Use of microsatellite markers in molecular analysis of segregating populations of papaya (*Carica papaya* L.) derived from backcrossing. **Genetics and Molecular Research** **12**: 2248-2259.
- Pinto FO, Ramos HCC, Cardoso DL, Luz LN and Pereira MG (2013b) Development of papaya genotypes (*Carica papaya* L.) tolerant to skin freckles. **Revista Brasileira de Fruticultura** **35**: 1101-1115.
- Pinto FO, Luz LN, Pereira MG, Cardoso DL and Ramos HCC (2013c) Metodologia dos modelos mistos para seleção combinada em progênies segregantes de mamoeiro. **Revista Brasileira de Ciências Agrárias** **8**: 211-217.
- Quintal SSR, Viana AP, Gonçalves LSA, Pereira MG and Júnior Amaral AT (2012) Divergência genética entre acessos de mamoeiro por meio de variáveis morfoagronômicas. **Semina: Ciência Agrárias** **33**: 131-142.
- Ramalho MAP, Santos JB, Pinto CABP, Souza EA, Gonçalves FMA and Souza JC (2012) **Genética na Agropecuária**. 5. ed., Lavras: Edufla, 317p.

- Ruggiero C, Durigan JF, Natale W, Oliveira CAL and Benassi AC (2010) Mamão. In: Donadio, L.C. (Org.). **História da fruticultura paulista**. Sociedade Brasileira de Fruticultura, Jaboticabal, p.210-234.
- Ruggiero C, Marin SLD and Durigan JF (2011) Mamão, uma história de sucesso. **Revista Brasileira de Fruticultura 33**: 76-82.
- Schuster I and Cruz CD (2004) **Estatística genômica aplicada a população derivadas de cruzamentos**. Viçosa, MG. Editora UFV, 568p.
- Serrano LAL and Catanneo LF (2010). O cultivo do mamoeiro no Brasil. **Revista Brasileira de Fruticultura 32**: 675-695.
- Silva CA, Nascimento AL, Ferreira JP, Schmildt O, Malikouski RG, Alexandre RS, Ferreguetti GA and Schmildt ER (2017) Genetic diversity among papaya accessions. **African Journal of Agricultural Research 12**: 2041-2048.
- Torres Netto A, Campostrini E, Azevedo LC, Souza MA, Ramalho JC and Chaves MM (2009) Morphological analysis and photosynthetic performance of improved papaya genotypes. **Brazilian Journal Plant of Physiology 21**: 209-222.
- Torres Netto A, Campostrini E, Oliveira JG and Yamanishi OK (2002) Portable chlorophyll meter for the quantification of photosynthetic pigments, nitrogen and the possible use for assessment of the photochemical process in *Carica papaya* L. **Brazilian Journal of Plant Physiology 14**: 203-210.
- Vijayalakshmi S, Yadav K, Kushwaha C, Sarode SB, Srivastava CP, Chand R and Singh BD (2005) Identification of RAPD markers linked to the rust (*Uromyces fabae*) resistance gene in pea (*Pisum sativum*). **Eufhytica 144**: 265-274.

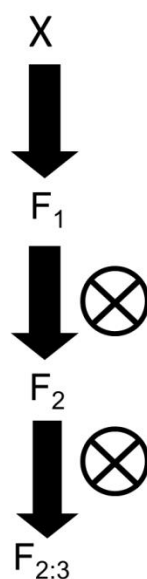
APÊNDICES



Baixinho de Santa Amália



Golden Pecíolo Curto



C1



C2



C3

Apêndice 1 – Representação dos genitores e genótipos na geração F_{2:3} aos 10 meses após plantio.

A – Baixinho de Santa Amália

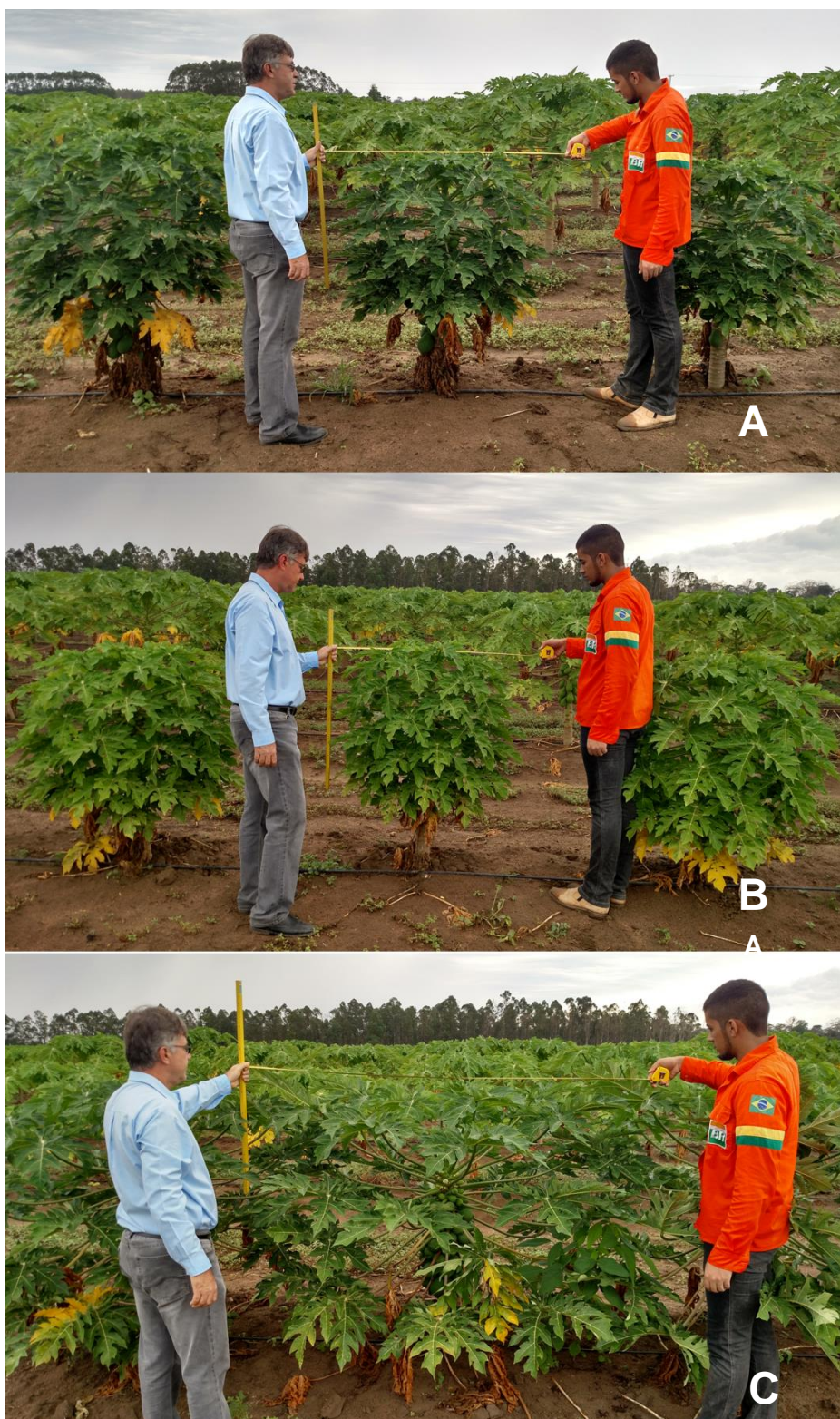
B – Golden Pecíolo Curto

C – Genótipos selecionados em F₂ na geração F_{2:3}

C1 – Planta coloração verde-escuro com porte baixo e pecíolo curto

C2 – Planta coloração verde-claro com porte baixo e pecíolo curto

C3 – Planta coloração verde-claro com porte baixo e pecíolo longo



Apêndice 2 – Plantas $F_{2:3}$ selecionadas ao porte baixo e variabilidade de coloração e comprimento de pecíolo aos 7 meses após plantio.

*Plantio realizado com espaçamento de 3,6 m entre linhas e 1,5 m entre plantas

A – Planta coloração verde-escuro com porte baixo e pecíolo curto

B – Planta coloração verde-claro com porte baixo e pecíolo curto

C – Planta coloração verde-claro com porte baixo e pecíolo longo